59.0C(03)Ec

FOR THE PEOPLE
FOR EDVCATION
FOR SCIENCE

LIBRARY
OF
THE AMERICAN MUSEUM
OF
NATURAL HISTORY

ARCHIV

FÜR

ZELLFORSCHUNG

HERAUSGEGEBEN

VON

DR. RICHARD GOLDSCHMIDT

PRIVATDOZENT AN DER UNIVERSITÄT MÜNCHEN

*

ERSTER BAND

MIT 21 TAFELN, 184 TEXTFIGUREN, 12 KURVEN UND ZAHLREICHEN TABELLEN

AUSGEGEBEN AM 21. JULI 1908

LEIPZIG

VERLAG VON WILHELM ENGELMANN

1908

10. no. 1115, copies

Inhalt des ersten Bandes.

Erstes Heft.

Ausgegeben am 11. Februar 1908

Seite

Richard Hertwig, Über neue Probleme der Zellenlehre. (Mit 9 Fig. und Tabellen im Text.) 1

G. Tischler, Zellstudien an sterilen Bastardpflanzen. (Mit 120 Fig. im Text.) 33

A. und K. E. Schreiner, Zur Spermienbildung der Myxinoiden. (Über die Entwicklung der männlichen Geschlechtszellen von *Myxine glutinosa* L. III.) (Mit Taf. I—VI u. 26 Fig. im Text.) 152

Richard Goldschmidt, Über das Verhalten des Chromatins bei der Eireifung und Befruchtung des Dicrocoelium lanceatum Stil. et Hass. (Distomum lanceolatum). (Mit Taf. VII.) 232

Zweites und drittes Heft.

Ausgegeben am 26. Mai 1908

Methodi Popoff, Experimentelle Zellstudien. (Mit 18 Textfig., 12 Kurven u. zahlreichen Tabellen.) 245

M. G. Sykes, Nuclear Division in Funkia. (With plates VIII—IX and 1 figure in the text.) 381

J. Duesberg, Les divisions des Spermatocytes chez le Rat. (Avec planche X et 1 figure.) 399

Kristine Bonnevie, Chromosomenstudien. (Mit Taf. XI—XV u. 2 Fig. im Text.) 450

Bücherbesprechung: M. Heidenhain, Plasma und Zelle (A. Gurwitsch.) 515

Viertes Heft.

Ausgegeben am 21. Juli 1908

Seite

M. G. Sykes, Note on the number of the Somatic chromosomes in Funkia. With plate XVI.) 525

Honoré Lams, Les Divisions des Spermatocytes chez la Fourmi (Camponotus herculeanus L.). (Avec planche XVII.) 528

Alfred Kühn, Die Entwicklung der Keimzellen in den parthenogenetischen Generationen der Cladoceren Daphnia pulex De Geer und Polyphemus pediculus De Geer. (Mit Taf. XVIII—XXI u. 6 Fig. im Text.) 538

Vladislav Růžička, Zur Kenntnis der Natur und Bedeutung des Plastins 587

R. Fick, Zur Konjugation der Chromosomen 604

Friedr. Meves, Es gibt keine parallele Konjugation der Chromosomen! (Mit 1 Fig. im Text.) 612

R. Goldschmidt, Ist eine parallele Chromosomenkonjugation bewiesen? . . 620

Über neue Probleme der Zellenlehre.

Von

Richard Hertwig.

Mit 9 Textfiguren und Tabellen.

Die Biologie verdankt dem verflossenen Jahrhundert zwei Theorien, welche wie keine andern alle vom Leben handelnden Wissenschaften gewaltig gefördert haben. Es sind das die Descendenztheorie und die Zellentheorie. Beide Theorien haben das Gemeinsame, daß ihre ersten Anfänge in vergangene Jahrhunderte zurückgreifen; sie unterscheiden sich in ihrem weiteren Entwicklungsgang. Bei der Descendenztheorie trat immer mehr ihr hypothetischer Charakter hervor, je mehr Zoologie, Botanik und Paläontologie sich im Bestreben vereinigten, sie auf eine gesicherte Basis zu stellen. Immer mehr brach sich die Überzeugung Bahn, daß für die sichere Begründung der Theorie es notwendig sei, eine Summe von fundamental wichtigen Vorfragen zur Entscheidung zu bringen, Vorfragen, welche allein schon Probleme von einschneidendster Bedeutung darstellen: ich nenne als solche nur die Probleme der Variabilität und der Vererbung, der Übertragung der erworbenen Eigenschaften auf die Nachkommenschaft, des Einflusses und der Wirkungsweise der Existenzbedingungen usw.

Ganz anders die Zellentheorie! Man kann sagen, sie ist jetzt keine Theorie mehr, sondern eine fest und sicher begründete Lehre, die sich immer mehr mit einem reichen Inhalt von klaren Vorstellungen erfüllt hat. Früher einer der vielen Zweige der biologischen Forschung, ist sie jetzt zu einer centralen Wissenschaft geworden, zu welcher die übrigen Forschungsrichtungen, Morphologie und Entwicklungsgeschichte, Physiologie und Pathologie, Botanik und Zoologie zurückführen, je mehr sich ihre Probleme vertiefen. Auch jene oben genannten großen Vorfragen der Descendenzlehre sind in letzter Instanz cellulare Probleme.

Der gewaltigste Fortschritt aber, welchen die Zellenlehre gemacht hat, betrifft die Methode der Forschung. Lange Zeit über eine rein deskriptive Wissenschaft, versucht die Zellenlehre in der Neuzeit den exakten Wissenschaften, Physik und Chemie, nachzueifern, die Erscheinungen nicht nur zu beschreiben, sondern ursächlich zu begreifen, einerseits auf dem Wege des Experiments, andrerseits durch die Anwendung exakter Meßmethoden.

Auf diese neueste Phase der Zellenlehre möchte ich in diesem Aufsatz eingehen. Da es bei dem ganz außerordentlichen Umfang, welchen die Zellenlehre in der Neuzeit gewonnen hat, mir begreiflicherweise nicht möglich ist, allen die Zellforschung beschäftigenden Fragen gerecht zu werden, werde ich mich auf Probleme beschränken, welche mich in letzter Zeit ganz besonders beschäftigt haben.

Bei meinen Auseinandersetzungen werde ich an dem wohl von den meisten Biologen vertretenen Satz festhalten, daß die Zelle die morphologische und physiologische Einheit des tierischen und pflanzlichen Körpers ist. Bekanntlich hat es nicht an Bestrebungen gefehlt, welche in noch kleineren Gebilden, den Granula, oder anderweitigen kleinsten Teilchen die eigentlichen Lebensherde haben erblicken wollen; diese Bestrebungen haben aber bisher nur zu Mißerfolgen geführt und unsrer Erkenntnis der Lebensprozesse keine Förderung gebracht. Ähnliches scheint mir von der entgegengesetzten Richtung zu gelten, welche zur Erklärung der Lebensvorgänge ein von den Zellen unabhängiges, nicht aus ihrem Gesamtwirken resultierendes, sondern über ihnen stehendes und sie beherrschendes Organisationsprinzip annimmt. Ein derartiges Prinzip könnte immer nur ein vitalistisches sein. Wie alle vitalistischen Vorstellungen stützt sich auch diese Vorstellung auf die Unvollkommenheit unsres Wissens, daß viele Erscheinungen des Gesamtorganismus zurzeit noch nicht aus den Erscheinungen des Zellenlebens erklärt werden können. Daraus folgt aber nicht, daß das auch in Zukunft so sein wird. Noch ist der Zeitpunkt nicht gekommen, um mit Erfolg die Fragestellung in Angriff zu nehmen, wie eine Zelle von der andern in ihren Lebenserscheinungen beeinflußt wird und ob nicht aus derartigen wechselseitigen Beeinflussungen die wunderbare Harmonie des Gesamtlebens resultiert, welche vielen ein über die Zellenlehre hinausgehendes vitalistisches Prinzip zu erfordern scheint. Wie hätte auch eine derartige Forschung Aussicht auf Erfolg zu einer Zeit, in welcher wir erst anfangen, vom Leben der Einzelzelle ein tieferes Verständnis zu gewinnen, indem wir die Wechselwirkungen ihrer Teile untersuchen.

Es ist noch nicht lange her, daß sich die Biologen damit begnügten, den Kern als das Organ der Vererbung, das Protoplasma als den Träger der Funktion zu bezeichnen, ohne daß es möglich gewesen wäre, wenigstens die erstere Vorstellung ernsthafter zu begründen. Derartige Schlagworte sind für den Biologen ebenso ungenügend wie für den Chemiker die Unterscheidung von Säuren und Basen. Wie der Chemiker die Art der Wechselwirkung von Säuren und Basen genauer untersucht und nach Maß und Gewicht bestimmt, so muß auch der Biologe für den Wirkungsanteil von Kern und Protoplasma exakte Maßstäbe gewinnen. Und wie der Chemiker die qualitative Beschaffenheit seiner Verbindungen auf ihre Zusammensetzung aus Elementen und auf die Qualitäten der letzteren zurückzuführen sucht, so muß auch der Biologe eine qualitative Analyse der Zellbestandteile anstreben. Bei dem derzeitigen Zustand der organischen Chemie der Eiweißkörper, bei ihrem Unvermögen, die Konstitution derselben im toten Zustand des Materials zu erforschen, geschweige denn sie als lebendige Teile zu verstehen, kann eine derartige Analyse nur eine biologische sein, eine Analyse der Eigenschaften, welche als Anlagen in den Zellbestandteilen enthalten sind und im Laufe ihrer Entwicklung in die Erscheinung treten.

Die Möglichkeit, das Dunkel zu lichten, welches die intracellularen Lebensvorgänge umhüllt, wurde durch zwei außerordentlich bedeutsame Errungenschaften der Biologie herbeigeführt. Durchschneidungsversuche an Protozoen ergaben, daß, wenn man diese Tiere in kernhaltige und kernlose Stücke zerlegt, die kernhaltigen Teilstücke vollkommene Lebensfähigkeit besitzen; sie vermögen die verlorengegangenen Teile zu regenerieren, alle normalen Lebensfunktionen zu erfüllen, vor allem zu assimilieren, zu wachsen und sich fortzupflanzen. Kernlose Teilstücke dagegen verlieren sofort oder wenigstens nach einiger Zeit die Fähigkeit zu assimilieren; sie sind daher unfähig zu regenerieren, zu wachsen und sich fortzupflanzen; sie sind noch lange Zeit reizbar und bewegungsfähig, aber auch diese Funktionen hören schließlich auf, weil der zu ihnen nötige Vorrat von Energie wohl aufgebraucht, beim Mangel des Kernes aber nicht ersetzt werden kann. Wie die Organismen im allgemeinen, so können wir auch die einzelligen Tiere und schließlich alle lebenden Zellen als Maschinen betrachten, welche Arbeit leisten, d. h. contractil sind und zu dieser Arbeitsleistung durch äußere Einwirkungen veranlaßt werden können, d. h. reizbar sind; aber sie sind zugleich Gebilde, welche die den Maschinen nicht zukommende

Fähigkeit haben, sich selbst in der ihnen zukommenden Eigenart wieder aufzubauen, wenn sie sich durch Arbeit verbraucht haben, und welche diesen Aufbau auch unabhängig von der Arbeitsleistung im Interesse der Vermehrung bewirken. Diese bildnerische Tätigkeit der Zelle ist es, welche in allen ihren Phasen unter dem Einflusse des Kernes erfolgt.

Mit dieser auf sicheren Beobachtungen basierenden Auffassung steht in vollster Übereinstimmung die zweite wichtige Erkenntnis, daß das Wesen der Befruchtung in der Vereinigung zweier Kerne besteht, welche man bei den höheren Tieren und Pflanzen meistens als Ei- und Samenkern unterscheidet, nicht weil sie selbst sexuell differenziert sind, sondern weil sie aus sexuell differenzierten Zellen stammen. Eine Reihe vielfach angefochtener, nach meiner Meinung aber zwingender Überlegungen hat aus dieser Tatsache die Konsequenz gezogen, daß die Kerne Träger der Vererbung sind, daß sie die Eigenschaften von Vater und Mutter, d. h. den Bauplan, nach welchem der neue Organismus sich aufbauen wird, auf das Kind übertragen. Das ist dasselbe Resultat, zu welchem uns die Durchschneidungsexperimente von Protozoen geführt haben. Wir können uns das Leben eines Organismus als eine Summe aufeinanderfolgender Erregungs- und Bewegungszustände vorstellen, deren Verlauf und Charakter von der Architektonik des Substrats abhängen, an welchem sich dieselben abspielen. Die Art, in welcher die Architektur des Substrats sich aufbaut, erhält und fortbildet, wird vom Kerne beeinflußt; sie ist das Produkt der gemeinsamen Tätigkeit von Kern und Protoplasma.

Wenn wir nun den Versuch machen, einen Einblick in die Wechselwirkungen von Kern und Protoplasma zu gewinnen, so wollen wir von dem Satze ausgehen, daß, wie bei allen physikalischen und chemischen Vorgängen, so auch bei den Lebensprozessen, ein gewisses Massenverhältnis der wirksamen Teile gewahrt sein muß. Und so muß auch bei den Lebensprozessen der Zelle ein bestimmtes Massenverhältnis von Protoplasma und Kernsubstanz vorhanden sein, ein Verhältnis, für welches ich den Namen »Kernplasma-Relation« eingeführt habe.

Es ist eine alte Erfahrung, daß im allgemeinen kleine Zellen kleine Kerne, große Zellen große Kerne besitzen. Es wird ein Leichtes sein, aus der biologischen Literatur Stellen zu zitieren, in denen in mehr oder minder bestimmter Form über diese Korrelation von Kern- und Zellgröße gesprochen wird. Das Neue, welches in der Lehre von der Kernplasma-Relation gegeben ist, ist der Gedanke,

daß das Massenverhältnis von Kern zu Protoplasma, der Quotient $\frac{k}{p}$ d. h. Masse der Kernsubstanz dividiert durch Masse des Protoplasma, ein gesetzmäßig regulierter Faktor ist, dessen Größe für alle vom Kerne beeinflußten Lebensvorgänge der Zelle, für Assimilation und organisierende Tätigkeit, für Wachstum und Teilung, von fundamentaler Bedeutung ist. Ich wurde zu dieser Auffassung geführt, als ich sah, daß Protozoen bei fortgesetzter Kultur eine Zunahme ihrer Kernsubstanz erfahren, daß dann ihre Vermehrung verlangsamt, ihre Teilungsgröße, die Größe, bei welcher die Zweiteilung eintritt, gesteigert wird, daß eine übermäßige Vermehrung der Kernsubstanz schließlich zu tiefgreifenden Störungen des Lebensprozesses führt, welche den Tod zur Folge haben können, wenn es den Tieren nicht gelingt, durch Resorption von Kernmaterial normale Zustände wiederherzustellen. Welchen bedeutsamen Einfluß die Masse an Kernsubstanz auf das Leben der Protozoen ausübt, wurde weiterhin durch die Beobachtung bewiesen, daß die Größe der Cysten der Infusorien und die Zahl und Größe der Cysten bei Actinosphaerium ganz erhebliche Unterschiede zeigten, je nachdem sie von Tieren gebildet wurden, die reich oder arm an Kernsubstanz waren.

Für die Lehre von der Kernplasma-Relation sind von großer Bedeutung die Untersuchungen Gerasimoffs an Spirogyren und die Untersuchungen Boveris an Seeigel-Eiern gewesen. Gerasimoff ist es geglückt, die Teilung von Spirogyrenzellen in der Art zu beeinflussen, daß eine der beiden Tochterzellen das gesamte für die Tochterkerne bestimmte Kernmaterial erhielt, die andre infolgedessen bei der Verteilung des Kernmaterials leer ausging. Erstere hatte somit das Doppelte von Kernmaterial einer gewöhnlichen Zelle; sie wuchs zu außergewöhnlicher Größe heran, ehe sie sich von neuem teilte; ihre Abkömmlinge behielten den durch die Kernverdoppelung eingeleiteten Riesenwuchs der Zelle bei. Gerasimoff konnte daraus den Schluß ziehen, daß die Kerngröße die Zellgröße bestimmt.

Boveri endlich verglich die Furchungsstadien hemikaryotischer, amphikaryotischer und diplokaryotischer Seeigel-Eier untereinander. Amphikaryotisch nennt er normal befruchtete Eier, welche beiderlei Kerne, sowohl Ei- wie Samenkern und demgemäß die normale Chromosomenzahl 36 enthalten; hemikaryotisch sind dagegen Eier, welche nur einen der beiden Geschlechtskerne und demgemäß auch nur die halbe Chromosomenzahl enthalten, entweder den weiblichen — das trifft für künstliche Parthenogenesis zu — oder den männ-

lichen — das ist der Fall bei der sogenannten Merogonie, der Befruchtung von Eiern, welche den Eikern verloren haben Diplokaryotisch endlich sind Eier, bei denen eine Verdoppelung der Chromosomenzahl des normal befruchteten Eies eingetreten ist. Dies kann dadurch herbeigeführt werden, daß die erste Furchung unterdrückt wird, nachdem die Chromosomen sich geteilt haben und die Kernsubstanz somit den mit jeder Teilung verbundenen Zuwachs auf das Doppelte ihrer ursprünglichen Masse schon erfahren hat. Die durch die Teilung auf die doppelte Zahl vermehrten Chromosomen fließen dann wieder in einen Kern zusammen. Wenn nun das Ei sich erholt und weiterentwickelt, besitzt es zur Zeit der Zweiteilung doppelt so viele Chromosomen, d. h. doppelt so viel Kernsubstanz wie ein normales in Zweiteilung begriffenes befruchtetes Ei. Unterwirft man die drei besprochenen Versuchsreihen einer genauen Untersuchung und vergleicht dabei korrespondierende Entwicklungsstadien, d. h. Stadien, welche den gleichen Zustand morphogenetischer Entwicklung aufweisen, ganz ohne Rücksicht auf die Zahl der vorausgegangenen Teilungen (z. B. Blastulae bei Beginn der Mesenchymbildung, beginnende Gastrulae, Plutei usw.), so stellt sich heraus, daß auf gleichem Stadium die Kerne eines hemikaryotischen Eies halb so viele Chromosomen haben als die Kerne eines amphikaryotischen und diese wieder halb so viele wie die Kerne eines diplokaryotischen. Es stellt sich ferner heraus, daß dasselbe Verhältnis auch für die Größen der Zellen gilt. Die Zellgrößen eines hemikaryotischen, amphikaryotischen und diplokaryotischen Eies verhalten sich ebenfalls zu einander wie 1 : 2 : 4. Veränderungen der Chromosomenzahlen und der durch sie bedingten Kerngrößen haben somit zu entsprechenden Veränderungen der Zellgrößen geführt [1]). Diese Korrelation von Kerngröße und Zellgröße ist besonders auffallend in den Fällen, in welchen die zu Anfang der Entwicklung vorhandene Masse der Ei-

[1] Was die Kerngröße anlangt, so wird dieselbe bei den bläschenförmigen Kernen der vielzelligen Organismen und vieler Protozoen nicht nur von dem Gehalt an spezifischer Kernsubstanz (Chromatin, bestimmt, sondern auch von der Anwesenheit accessorischer Bestandteile, vor allem von Flüssigkeit (dem Kernsaft). Boveri fand nun, daß nicht der Kerninhalt, sondern die Kernoberfläche proportional der Chromosomenzahl zunimmt. Daraus würde sich ergeben, daß Kerne mit vielen Chromosomen unverhältnismäßig mehr Flüssigkeit aufnehmen als Kerne mit wenig Chromosomen. Ein Kern mit der vierfachen Chromosomenzahl würde im ruhenden Zustand das Achtfache an Flüssigkeit enthalten. Wahrscheinlich wird übrigens der Flüssigkeitsgehalt der Kerne von vielerlei andern nebensächlichen Faktoren abhängen, z. B. Masse und Flüssigkeitsgehalt des umgebenden Protoplasma.

substanz die gleiche war wie bei allen amphikaryotischen und diplokaryotischen Eiern; ferner auch bei hemikaryotischen Eiern, welche durch künstliche Parthenogenese gewonnen wurden, sofern sie eine normale Abfurchung erfahren haben. Denn dann müssen sich die Zahlen der jedesmal vorhandenen Embryonalzellen umgekehrt verhalten wie ihre Größen; es hat auf gleichem morphogenetischem Stadium ein hemikaryotisches Ei sich einmal mehr geteilt als ein amphikaryotisches, und dieses wieder einmal mehr als ein diplokaryotisches, um die normale Kernplasma-Relation einzuhalten [1]).

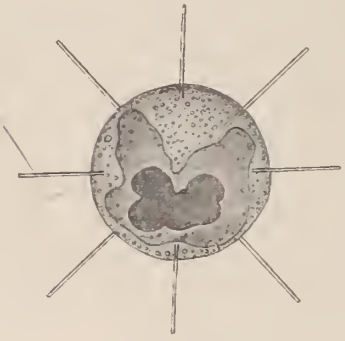
[1]) Die Untersuchungen Boveris sind von großem Interesse für die Frage nach den Ursachen formbildender Prozesse in der Embryonalentwicklung. Es zeigt sich, daß der Eintritt bestimmter entwicklungsgeschichtlicher Vorgänge, wie z. B. der Mesenchymbildung, der Gastrulation, voraussichtlich auch der histogenetischen Prozesse, weder an einen bestimmten Teilungsschritt noch an eine bestimmte Zellgröße gebunden ist. Offenbar ist ein bestimmter Zustand der Kernplasma-Relation maßgebend; die Kerne wachsen im Lauf der Teilungen auf Kosten des Protoplasmas heran, bis der zur Organbildung nötige Grad des Chromatinwachstums und damit die nötige Kernplasma-Relation erreicht ist. Dieselbe tritt, gleiche Temperatur vorausgesetzt, auf früherer Teilungsstufe ein, wenn das Protoplasma des Eies im Vergleich zur Norm eine Verkleinerung oder der Kern (z. B. bei diplokaryotischen Eiern) eine Vergrößerung erfahren hat. Zu analogen Resultaten haben die Kälteexperimente von Marcus geführt. Amphikaryotische Eier gastrulieren und bilden Mesenchym in der Kälte auf einem früheren Teilungsstadium als in der Wärme. Die entsprechenden Entwicklungszustände haben daher in der Kälte weniger und größere Zellen als in der Wärme, zugleich aber auch erheblich größere Kerne. Fräulein Erdmann, eine im Münchner zoologischen Institut arbeitende Dame, hat diese Verhältnisse für drei verschiedene Temperaturen genauer untersucht und ist zum Resultat gekommen, daß Seeigellarven zur Zeit, in welcher sie das Mesenchym bilden oder gastrulieren, ungefähr gleichviel Chromatin in der Wärme, bei Zimmertemperatur, oder in der Kälte besitzen, so sehr sie sich auch in bezug auf Größe und Zahl der Furchungszellen unterscheiden. Ob freilich die Chromatinmengen vollkommen gleich sind, ist mir fraglich, ist auch bei der Unsicherheit der Bestimmungsmethode nicht mit Sicherheit zu entscheiden. Die unten besprochenen Experimente an Protozoen, welche zeigen, daß in der Kälte die Kernplasma-Relation zugunsten des Kernes verschoben ist, machen es wahrscheinlich, daß Kältelarven trotz geringerer Kernzahl chromatinreicher sind als korrespondierende Wärmelarven.

Daß nicht der absolute Gehalt an Kernsubstanz der maßgebende Faktor ist, wird sich durch das Studium merogoner Larven entscheiden lassen. Offenbar tritt hier Mesenchymbildung und Gastrulation bei einer bestimmten Zellgröße ein, unbekümmert, ob das zur Entwicklung gelangte Eistück von Anfang an groß oder klein gewesen ist, wovon die Zahl der Teilungen, welche dem betreffenden Entwicklungsvorgange vorausgegangen sind, wieder abhängt. Ferner ist zu beachten, daß möglicherweise nicht die Kernplasma-Relation als solche die morphogenetischen Prozesse auslöst, sondern vielleicht die Beschaffenheit des Zellplasma, welches durch die beständige Abgabe von Substanzen an die Kerne notgedrungen während des Furchungsprozesses eine Veränderung seiner Beschaffenheit erfahren muß.

Was ich hier über die Untersuchungen Gerasimoffs, Boveris und meine eignen Arbeiten gesagt habe, läßt erkennen, daß die Kernplasma-Relation nicht nur ein bedeutsamer Faktor im Zellenleben ist, sondern auch ein Faktor, welcher eine exakte Bestimmung gestattet. Damit haben wir eine gesicherte Basis gewonnen, von welcher ausgehend wir die Veränderungen, welche die Organisation der Zelle bei ihrer Lebenstätigkeit, beim Wachstum, bei ihrer histologischen Umbildung und Vermehrung erfährt, ebenfalls einer exakten Untersuchung zugängig machen können. Ehe wir jedoch diese zweite und wichtigere Aufgabe in Angriff nehmen, bedürfen zuvor einige Punkte der Klarstellung.

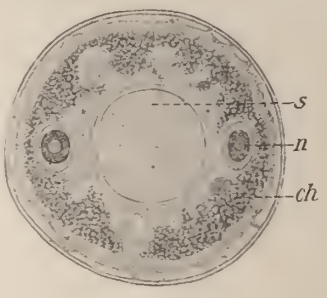
Zunächst muß ich Fälle ausscheiden, in denen der Begriff Kern-

Fig. 1.



Acanthochiasma Krohni; Kern mit großem Nucleolus und mächtiger Kernrindenschicht.

Fig. 2.



Arcella vulgaris. *s* Schalenmündung, *n* Kern, *ch* Chromidialnetz.

plasma-Relation in der bisher besprochenen Fassung nicht anwendbar ist; das sind die Fälle, in denen nucleare Substanzen außerhalb des Kernes vorhanden sind, in denen somit Größenbestimmungen des Kernes für die Menge des tatsächlich vorhandenen Kernmaterials keinen Maßstab liefern. In beistehenden Figuren habe ich Abbildungen von Radiolarien und Monothalamien zusammengestellt. Der Kern der in Fig. 1 abgebildeten Acanthometride ist von einer mächtigen Rindenschicht umgeben, über deren Zugehörigkeit zum Kerne kein Zweifel bestehen kann. Bei den Monothalamien ist das Aequivalent dieser Rindenschicht aufgelockert zu einem Netzwerk, welches sich mit unregelmäßigen Ausläufern in das Protoplasma hineinerstreckt, gar keine Beziehungen mehr zum Kerne erkennen läßt und auch die längste Zeit als ein Teil des Protoplasma angesehen wurde (Fig. 2). Dieses »Chromidialnetz«, wie ich das Netz genannt habe, spielt un-

zweifelhaft bei den Funktionen des Kernes eine große Rolle; aber es läßt sich nicht quantitativ bestimmen, so daß uns die Kernplasma-Relation hier ganz im Stiche läßt. Ähnliches gilt auch von vielen Zellen metazoer Tiere; ich verweise hier ganz besonders auf die riesigen Zellen der Nematoden (Fig. 3), welche sich mit minimalen Kernen begnügen, weil, den Untersuchungen Goldschmidts zufolge, außer den Kernen ein mächtig entwickelter Chromidialapparat den Zellkörper nach allen Richtungen hin durchsetzt. Analoge Fälle sind sicherlich im Tierreich weit verbreitet und werden jetzt, wo die Aufmerksamkeit auf sie gerichtet ist, noch häufig beschrieben werden.

Aber auch für die Fälle, in denen die gesamte Kernsubstanz im Kerne enthalten ist, welche im Tier- und Pflanzenreich die Regel bilden, bedarf der Begriff der Kernplasma-Relation noch einer präziseren Fassung, als es bisher der Fall war. Wir werden im folgenden sehen, daß die Kernplasma-Relation in den verschiedenen Phasen des Zellenlebens eine verschiedene Größe hat, daß sie zwischen zwei aufeinanderfolgenden Zellteilungen ganz erheblichen, zugleich aber vollkommen gesetzmäßigen Abänderungen unterworfen ist. Wir sind daher gezwungen, einen bestimmten, überall vergleichbaren Zustand unsren Betrachtungen zugrundezulegen. Als einen solchen Zustand wähle ich das Verhalten der jugendlichen Zelle, welche eben aus der Teilung hervorgegangen ist und nun anfängt, sich von neuem zu ernähren, um abermals heranzuwachsen und sich zu teilen. Ich werde im folgenden diesen Zustand der Kernplasma-Relation, mit welchem die Zelle in eine neue Phase ihrer Existenz eintritt, die Kernplasma-Norm nennen.

Fig. 3.

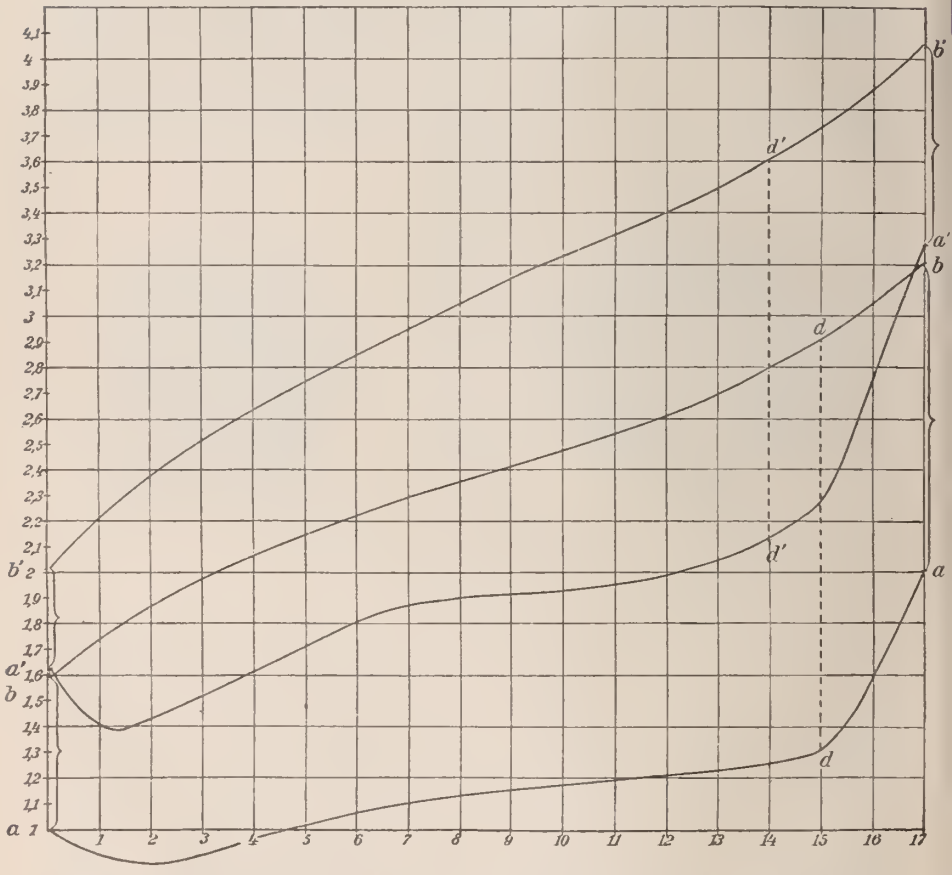
Muskelzelle von *Ascaris* mit Kern und Chromidien (nach Goldschmidt).

Und noch einen dritten Punkt muß ich hervorheben. Wie alles Lebende, so ist auch die Zelle ein veränderliches Gebilde, welches teils unter dem Einfluß äußerer Existenzbedingungen, teils aus inneren Ursachen Abänderungen unterworfen ist. Das gilt selbstverständlich auch für die Kernplasma-Relation.

Was die äußeren Bedingungen anlangt, so läßt sich ihr Einfluß am schönsten für die Temperatur erweisen. Ich war bei meinen Untersuchungen über Protozoen aufmerksam geworden, daß in der Kälte gezogene Infusorien erheblich größer sind als Individuen derselben

Art, welche in Zimmertemperatur oder gar im Thermostaten bei 25 bis 30° C gehalten wurden, daß ferner die Kerngröße bei ihnen in erheblicherem Maße zugenommen hatte als die Zellgröße. Es war somit unter dem Einfluß der Kälte eine Verschiebung der Kernplasma-Relation zugunsten des Kernes eingetreten. Ich habe diesen Einfluß der Temperatur im Lauf der letzten Jahre durch meine Schüler nach

Tabelle I.



Wachstumskurven von Kern (*a*) und Protoplasma (*b*) für zwei Temperaturen: *a*, *b* bei 25° C, *a'*, *b'* bei 14° C nach Popoff; die in die Kurve eingetragenen Größen des Protoplasmakörpers sind auf $^1/_{40}$ der natürlichen Größe reduziert. Die aus der Kurve abzulesenden Werte für die Kernplasma-Norm (*a*—*b*), (*a'*—*b'*) und die Maxima der Kernplasma-Spannung (*d d a*, *d' d'*) sind daher viel zu klein, können aber leicht aus der Kurve berechnet werden. Jede Einheit der Abszisseneinteilung entspricht für die Wärmekultur einer Stunde, für die Kältekultur ca. 5 Stunden.

den verschiedensten Richtungen hin verfolgen lassen. Über einen Teil der Ergebnisse möchte ich in kurzem berichten. Mein Assistent Herr Dr. Popoff untersuchte ein Infusor, welches zu derartigen Beobachtungen ganz besonders geeignet ist, weil sich bei ihm Größenbestimmungen von Kern und Protoplasma mit größerer Genauigkeit ausführen lassen als bei den meisten andern Infusorien, die Frontonia leucas. Die Arbeit hatte den Zweck, die Größenzunahme, welche Kern und Protoplasma zwischen zwei aufeinanderfolgenden Teilungen erfahren, möglichst genau zu bestimmen und in Kurven graphisch darzustellen. Das ist nun in der Tabelle I geschehen, und zwar für zwei verschiedene Temperaturen, die Temperatur von 14° und 25° C; die Wärmekurven sind durch die Linien a und b, die Kältekurven durch die Linien a' und b' gegeben.

Die Linien a und a' beziehen sich auf die Kerngrößen, die Linien b und b' auf die Protoplasmagrößen. Als Einheitsmaß liegt den Kurven die Größe des soeben aus der Teilung hervorgegangenen Wärmekernes zugrunde. Auf dem korrespondierenden Stadium ist der Kältekern 1,6mal so groß als der Wärmekern, der Protoplasmakörper des Wärmetiers 64—67mal so groß, der Protoplasmakörper des Kältetiers 81mal so groß (oder 54mal so groß als der Kern des Kältetiers). Wollte man diese Größenverhältnisse des Protoplasmakörpers in die Kurven eintragen, so würde die Tabelle ein riesiges Format erhalten. Um dies zu verhindern, sind die Protoplasmawerte durch 40 dividiert $\left(\frac{64}{40} = 1 \cdot 6;\ \frac{87}{40} = 2 \cdot 2\right)$, d. h. eine Einheit der Kernkurven entspricht 40 Einheiten der Protoplasmakurven. Während die Maße von Kern und Protoplasma auf den Ordinaten eingetragen sind, geben die Abteilungen der Abszisse die Zeitintervalle wieder. In der Wärme teilt sich Frontonia alle 17 Stunden einmal, in der Kältekultur bedarf der Teilungsprozeß ungefähr das Fünffache an Zeit (80—90 Stunden). Um die Wärme- und Kältekurven vergleichbar zu machen, entspricht jeder Teilstrich der Abszisse für die Wärmekultur 1 Stunde, für die Kältekultur zirka 5 Stunden. Die Distanzen a—b und a'—b' geben uns die Kernplasma-Relationen an, ihre Größe am Anfang der Kurve die Kernplasma-Norm.

Man sieht auf den ersten Blick, daß die Kältekurven höher liegen als die entsprechenden Wärmekurven, daß also der Gesamtkörper des Tieres wie auch der Kern in der Kälte absolut größer ist als in der Wärme. Zugleich sieht man aber auch, daß die Kernkurve von der Protoplasmakurve in der Kälte durch einen geringeren Abstand ge-

trennt ist als in der Wärme, d. h. die Kernplasma-Norm repräsentiert in der Kälte einen höheren Wert ($^1/_{54}$) als in der Wärme ($^1/_{64}$); die Kernplasma-Relation ist in der Kälte zugunsten des Kernes verschoben.

Wie die Kernplasma-Relation von der Temperatur beeinflußt wird, zeigen zwei weitere Untersuchungen, welche an Seeigeleiern vorgenommen wurden.

Die Tabelle II, zu welcher eine Dame, Frl. ERDMANN auf meine Veranlassung das nötige Untersuchungsmaterial geliefert hat, gibt eine

Tabelle II.

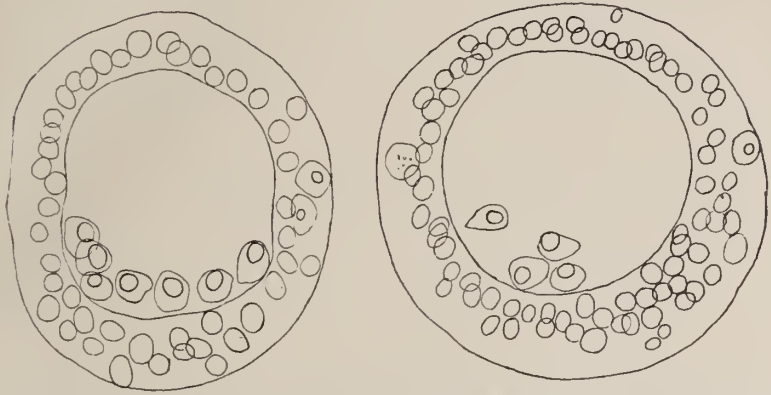
	Kälte (10° C).		Zimmertemperatur 16—17° C).		Wärme (20° C).	
a	b	c	b	c	b	c
2	19.17	140 Min.	19.17	100 Min.	18.50	100 Min.
4	10.83	50 »	10.34	40 »	8.93	40 »
8	8.52	65 »	7.91	50 »	6.32	30 »
16	7.24	95 »	5.15	74 »	5.00	50 »
32	5.46	164 »	4.31	109 »	2.53	110 »
64—128	4.51	580 »	3.46	115 »	1.85	100 »
Bl. I	3.58	1060 »	2.41	152 »	1.22	110 »
Bl. II	2.76	1120 »	2.08	230 »	1.06	220 »
G. I	1.92	1900 »	1.46	350 »	0.88	390 »
G. II	1.00	2210 »	0.5	550 »	0.33	410 »
Pl.	0.4	1230 »	0.2	795 »	0.14	700 »

Tabelle der Chromosomengrößen von *Strongylocentrotus lividus* auf verschiedenen Stadien der Entwicklung und bei verschiedenen Temperaturen (nach RHODA ERDMANN). Kolumne *a* bedeutet die einzelnen Stadien (2 = Zweiteilung, Bl. I frühe Blastula, G. Gastrula, Pl. Pluteus); Kolumne *b* enthält die relativen Chromosomengrößen in Kubikmikra, Kolumne *c* das zwischen zwei successiven Stadien verflossene Zeitintervall.

Darstellung der Größen, welche die Chromosomen auf dem Stadium der Äquatorialplatte bei einer Temperatur von 10, 16 und 20° C erreichen. Die Messungen wurden ausgeführt für die 2., 4., 8., 16., 32. Teilung, für Karyokinesen einer frühen und einer späten Blastula

einer frühen und späten Gastrula und des entwickelten Pluteus. Es ist selbstverständlich, daß die berechneten Werte keine exakten Größenbestimmungen sind, sondern nur relative Gültigkeit haben. Sie reichen aber aus, um zu beweisen, daß die Chromosomen der Wärmetiere erheblich kleiner sind als die der Kältetiere auf entsprechendem Stadium.

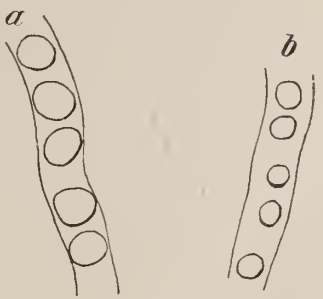
Fig. 4. Fig. 5.



Blastulae von *Strongylocentrotus lividus* im Beginn der Mesenchymbildung, 4 Kälteform, 5 Wärmeform (nach Marcus).

Bei der Zwei- und Vierteilung ist der Unterschied ein geringer, er steigert sich aber im Lauf des Furchungsprozesses, so daß schließlich die »Wärmechromosomen« 2—3mal so klein sind als die »Kältechromosomen«. Da nun die Zahl der Chromosomen konstant ist und auch die Größen der Zellen auf gleichen Teilstadien der Wärme- und Kältekultur ungefähr dieselben sind, so ergibt sich aus dieser Untersuchung abermals eine den Temperaturen proportionale Verschiebung der Kernplasma-Relation.

Fig. 6.



Entodermzellen zur Zeit der Bildung des Hydrocoels, *a* Kälteform, *b* Wärmeform (nach Marcus).

Die Figuren 4—6 endlich sind einer schon veröffentlichten Arbeit von Marcus entnommen; sie stellen Seeigellarven dar, welche in Wärme und Kälte gezüchtet und auf gleichen Entwicklungsstadien abgetötet worden waren. Gewählt wurde die Zeit des Anfangs der Mesenchymbildung. (Fig. 4, 5.) Die dritte Zeichnung (Fig. 6) gibt Teile von

Larven, in denen die Bildung des Hydrocoels begonnen hatte. Auf der linken Seite sind die Kältelarven abgebildet, auf der rechten Seite die Wärmelarven. Ein Blick auf die Zeichnungen genügt, um zu zeigen, daß die Kältelarven weniger, dafür aber größere Zellen haben als die korrespondierenden Wärmelarven, daß besonders aber ihre Kerne größer sind. MARCUS hat nun auch durch Messungen annähernd die Größen der Zellen und ihrer Kerne zu bestimmen versucht, und zwar für drei Kulturen, Wärme, Zimmer und Kälte. Es stellte sich heraus, daß die Zellgrößen sich zu einander verhielten wie $1 : 1^1/_2 : 2^1/_2$, die Kerngrößen dagegen wie $1 : 2^1/_4 : 3^1/_3$. Diese Zahlen liefern uns dasselbe Ergebnis, zu dem wir schon bei Protozoen gelangt sind: daß die Zellen in der Kälte größer sind als in der Wärme und nicht nur absolut, sondern auch relativ größere Kerne besitzen.

Sicherlich gibt es noch andre äußere Einflüsse, welche die Kernplasma-Relation modifizieren, nur daß sie bis jetzt noch keine methodische Untersuchung erfahren haben. Hier eröffnet sich uns noch ein Feld reicher Tätigkeit, welches sicherlich nicht nur großes theoretisches Interesse, sondern voraussichtlich auch einmal große praktische Bedeutung gewinnen wird. Wir wissen, welchen großen Einfluß auf den Ablauf der Lebensvorgänge mechanische, elektrische und chemische Einwirkungen ausüben. Es läßt sich mit Sicherheit voraussetzen, daß auch die Struktur der Zelle von diesen Faktoren beeinflußt werden wird. Wahrscheinlich wird die Kernplasma-Relation uns für die Größe der Veränderungen einen Maßstab an die Hand geben.

Neben den äußeren Einflüssen hatte ich oben unter den die Kernplasma-Relation verändernden Faktoren auch innere Ursachen genannt. Ich will sie die autogenen oder funktionellen nennen, weil sie aus der Vergangenheit der Zelle hervorwachsen und in Funktionszuständen der Zelle ihre Ursache haben. Am leichtesten gelingt es, die einschlägigen Verhältnisse für Infusorien zu erläutern. Kultiviert man Individuen derselben Art längere Zeit unter gleichen Existenzbedingungen, so findet man einerseits Größenunterschiede, welche dadurch bedingt sind, daß die einen Tiere erst kürzlich aus einer Teilung hervorgegangen sind, andre wieder kurz vor der Teilung stehen, Größenunterschiede, welche somit auf das verschiedene Alter der einzelnen Individuen zurückzuführen sind. Außerdem findet man aber auch Größenunterschiede zwischen Tieren, welche sich auf korrespondierenden Entwicklungsstadien befinden. Am leichtesten überzeugt man sich von der Existenz dieser zweiten Kategorie von Größenunterschieden durch Untersuchung von Tieren, die gerade im Begriffe sind, sich zu teilen.

Man findet, daß die Teilungsgrößen bei Individuen derselben Art und derselben Kultur ganz erheblich differieren. Die Größenunterschiede sind nicht geringer als die, welche man durch Kultur bei verschiedenen Temperaturen erhält. Sie können wie diese nur durch Veränderungen in der Kernplasma-Relation erklärt werden, daß in einer Infusorienkultur einige Tiere größere Kerne besitzen und daher eine bedeutendere Teilungsgröße erreichen als andre. Wie diese Variabilität der Teilungsgrößen möglich ist, setzt eine genaue Kenntnis der Veränderungen voraus, welche die Kernplasma-Relation im Laufe des Wachstums und bei der Teilung der Zelle erfährt. Damit werden wir zu dem zweiten Teil dieser Auseinandersetzungen übergeleitet, welcher die Bedeutung der Lehre von der Kernplasma-Relation für die Erscheinungen des Wachstums und der Teilung zu behandeln hat.

Das Wachstum der Zelle beruht darauf, daß die Zelle assimiliert. Assimilation von Nahrung und Verwendung derselben zum Aufbau lebenden Materials erfolgt, wie wir gesehen haben, nur unter dem Einfluß des Kernes. Unsre Frage lautet somit: in welcher Weise ist der Kern an diesen hochwichtigen Vorgängen beteiligt und welche Veränderungen erfährt seine Beschaffenheit im Laufe seiner bei der Assimilation der Zelle ausgeübten Tätigkeit?

Es ist merkwürdig, wie wenig diese Frage, deren fundamentale Bedeutung ohne weiteres einleuchtet, die Beachtung der Biologen gefunden hat. Nur selten hat man versucht, sich an der Hand von Beobachtungen Vorstellungen zu bilden, in welcher Weise der Kern seinen bestimmenden Einfluß ausübt; noch weniger hat man versucht, diese Vorstellungen experimenteller Prüfung zu unterwerfen, obwohl die Möglichkeit hierzu vollkommen gegeben ist.

Über die Art, in welcher der Kern Einfluß auf das Protoplasma behufs Zustandekommen der Funktion ausübt, kann man sich verschiedene Vorstellungen bilden. Man könnte zunächst an dynamische Wirkungen denken, an molekulare Schwingungen, welche sich von der Kernsubstanz auf das Protoplasma fortsetzen und hier chemische, die Arbeitsleistung vermittelnde Umsetzungen hervorrufen. Angesichts der Tatsache, daß die Kerne, namentlich bei Protozoen, im Laufe der Funktion ganz intensive Strukturveränderungen erfahren, sind derartige dynamische Einwirkungen äußerst unwahrscheinlich. Viel wahrscheinlicher ist es, daß die Wechselwirkung von Kern und Protoplasma durch Stoffaustausch vermittelt wird. Hier liegt es nun am nächsten anzunehmen, daß der Kern an das Protoplasma kleinste

Teilchen abgibt, welche die Funktionen auslösen, sei es, daß sie sich mit Teilen des Protoplasma zur funktionierenden Substanz verbinden, sei es, daß sie durch das Protoplasma aktiviert werden und so selbst die funktionierende Substanz darstellen. In letzterer Richtung bewegt sich die von DE VRIES aufgestellte Lehre von der intracellularen Pangenesis, welche in weitesten Kreisen Beifall gefunden hat. DE VRIES stellt sich bekanntlich jeden Organismus vor als eine Summe verschiedener Eigenschaften, welche an besondere Eigenschaftsträger gebunden sind, welche er »Pangene« nennt. Der Kern ist das Organ der Vererbung, weil er die Pangene in inaktivem Zustand, d. h. als Anlagen enthält; das Protoplasma dagegen enthält die aktiven Pangene, und zwar je nachdem eine Muskel-, Drüsen- oder Nervenzelle gegeben ist, Pangene verschiedener Art. Der Einfluß, welchen der Kern auf das Protoplasma ausübt, besteht darin, daß er die jedesmal für die Funktion nötigen Pangene abgibt, welche in das Protoplasma gelangen, in dem neugewonnenen Mutterboden ernährt werden, sich vermehren und in den aktiven Zustand übergehen. Diese Auffassungsweise macht die von DE VRIES freilich nicht besonders ausgesprochene Annahme nötig, daß der Kern vom Protoplasma aus ernährt wird, um seinen sich bei der Funktion erschöpfenden Vorrat an Pangenen zu ersetzen. Mit DE VRIES scheinen mir alle neueren Forscher, welche über das Problem nachgedacht haben, wenigstens insofern übereinzustimmen, als sie annehmen, daß bei der Funktion Teile vom Kern an das Protoplasma abgegeben werden.

Wären diese Vorstellungen richtig, so müßte das Bild der Zelle folgendermaßen ausfallen: im Zustand funktioneller Ruhe große, von Pangenen überfüllte, daher chromatinreiche Kerne, im Zustand reger Tätigkeit dagegen kleine, chromatinarme Kerne, welche ihren Pangenenvorrat an das Protoplasma abgegeben haben. Das höchste Maß von Leistungsfähigkeit müßte Zellen mit großen chromatinreichen Kernen zukommen; Zellen mit kleinen Kernen müßten dagegen funktionsunfähig sein. Das ist nun genau das Gegenteil von dem, was tatsächlich zutrifft. Es ist eine bekannte Erfahrung, daß die Leistungsfähigkeit der Zelle durch Wärme gesteigert, durch Kälte herabgesetzt wird. Wir haben aber gesehen, daß gerade Wärmezellen relativ kleine, Kältezellen relativ große Kerne besitzen. Und noch eine zweite Reihe von Erfahrungen spricht dagegen. CALKINS und ich und unsre beiderseitigen Schüler haben gezeigt, daß der Lebenslauf der Protozoen eine merkwürdige Periodizität erkennen läßt. *Actinosphaerien* und alle daraufhin untersuchten *Infusorien* (*Paramaecien*, *Dilepten*, *Stylony-*

chien, *Oxytrichen*, *Frontonien*) zeigen Perioden, in denen sie stark fressen und entsprechend stark wachsen und sich vermehren. Mit den Futter- und Vermehrungsperioden alternieren Zeiten, in welchen Nahrungsaufnahme und Teilung vollkommen pausieren. Diese »Depressionszustände«, wie sie Calkins vortrefflich genannt hat, können verschiedene Dauer und verschiedene Intensität haben. Depressionen leichteren Grades werden rasch überwunden; schwerere Depressionen führen zum Untergang einzelner Individuen, die schwersten zum Untergang ganzer Kulturen. Nach Calkins können chemische Einflüsse, nach meinen Erfahrungen Temperaturveränderungen den Niedergang der Kultur hintanhalten. Prüfen wir nun die Kernveränderungen, welche diesen biologischen Veränderungen entsprechen, so stellt sich heraus, daß die Heranbildung einer Depression mit einer Zunahme der Kernsubstanz, mit einer Hyperchromasie der Zelle, einhergeht, bei einkernigen Tieren mit einem Wachstum des Kernes, bei vielkernigen Tieren mit einer Steigerung der Kernzahl. Es entwickelt sich ein Gesamtbild, welches große Ähnlichkeit hat mit dem durch Kältewirkung hervorgerufenen, eine Analogie, welche ich für *Actinosphaerium* bis ins einzelne habe durchführen können und welche Marcus auch für Seeigellarven hat bestätigen können. Diese nicht durch äußere Einflüsse, sondern durch Funktionszustände des Organismus bedingte, autogene Vergrößerung des Kernes ist es, welche die oben schon besprochene, in ihren Ursachen aber damals nicht näher erläuterte Zunahme der Teilgröße erklärt, welche so oft in Infusorienkulturen zu beobachten ist.

Ist der Kern der Infusorien zur Zeit der Depression vergrößert, so geht das Wiedererwachen der Funktion, die Reorganisation der Zelle, mit einer Reduktion der Kernmasse einher; es treten Bilder auf, welche mit den Veränderungen des Hauptkernes gegen Ende der Konjugation große Ähnlichkeit haben und wie diese darin ihre Erklärung finden, daß behufs Resorption der Kernsubstanz eine Oberflächenvergrößerung des Kernes angestrebt wird. Es entstehen verästelte oder gelappte Kernformen, oder der Kern wird in zwei oder mehr kleinere Stücke zerlegt. Gelingt auf diesem Wege die Reduktion der Kernmasse, so tritt das Infusor in eine neue Phase der Assimilation und Vermehrung ein.

Vergrößerte Zellen mit maulbeerförmigem oder gelapptem Kerne, Riesenzellen mit vielen Kernen oder, richtiger gesagt, mit einem in viele kleine Stücke zerlegten »fragmentierten« Kerne bilden in der Histologie und Entwicklungsgeschichte eine weit verbreitete Erscheinung; noch häufiger treten sie im Verlauf pathologischer Vorgänge

auf. Die merkwürdigen Kernbilder werden allgemein, aber mit Unrecht, als Beweise amitotischer Kernteilung angesehen, haben aber im übrigen eine sehr verschiedene Beurteilung erfahren. Nach einigen Autoren sollen diese Amitosen eine zum Untergang der Zelle führende Periode einleiten, nach andern sollen sie einen notwendigen normalen Vermehrungszustand der Zelle darstellen, auf welchen dann wieder mitotische Teilungen folgen. Erklären wir die Verhältnisse nach Analogie mit den Infusorien, so entsprechen die auffallenden Kernformen einer durch starke Funktion hervorgerufenen kritischen Periode des Zellenlebens, in welcher allerdings leicht der Tod eintritt, von der aus aber eine Reorganisation der Zelle möglich ist. Letzteres gilt wohl in der Regel von den sogenannten Amitosen der Geschlechtszellen, wie sie ganz besonders von Amphibien beschrieben wurden. Bei vielkernigen Protozoen habe ich noch einen andern Vorgang beschrieben, welcher den Zweck hat, die Hyperchromasie des Kernapparates zu beseitigen und dadurch der Zelle ihre Funktionsfähigkeit wiederzugewinnen; er besteht darin, daß chromatische Kernteile oder, wie ich sie genannt habe, »Chromidien« aus dem Kerne ausgestoßen und im Protoplasma, oft unter Pigmentbildung, zerstört werden. Auch das sind Vorgänge, welche in den Zellen der Metazoen, sei es in normalen, sei es in pathologischen Geweben, ihr Gegenstück finden.

Wenn wir nun zum Schluß aus dem, was wir über »funktionelle« Veränderungen des Kernes kennen gelernt haben, noch das Fazit ziehen, so können wir wohl sagen: Alle bekannt gewordenen Erscheinungen sprechen gegen die Lehre, daß der Kern die Funktion des Plasma auslöst, indem er Funktionsträger, Pangene, an dasselbe abgibt. Wir werden vielmehr durch die Erfahrung zu der entgegengesetzten Auffassung geführt, daß der Kern dem Protoplasma, um es in aktiven Zustand zu versetzen, Substanzen entzieht. Ich verzichte darauf, diesen Gedanken zu einer Art Theorie der Zellfunktion weiter auszuführen. Ich werde mich begnügen, im folgenden von der durch die Funktion bedingten Zunahme an Kernsubstanz als dem »funktionellen Wachstum des Kernes« zu reden.

Es würde mir nun die Aufgabe zufallen, im Einzelnen auseinanderzusetzen, in welcher Weise das funktionelle Wachstum des Kernes unter normalen Verhältnissen Einfluß auf die Kernplasma-Relation gewinnt. Ich ziehe es jedoch vor, diese Frage einstweilen zurückzustellen und sie im Zusammenhang mit einer zweiten Frage abzuhandeln, der Frage: welche Rolle spielt die Kernplasma-Relation bei der Zellvermehrung?

Die verbreitetste und unzweifelhaft auch die ursprünglichste Form der Zellvermehrung ist die Zellteilung; sie wurde früher allgemein als ein »Wachstum der Zelle über das individuelle Maß« bezeichnet. Richtig an dieser Definition, wir können sogar sagen, banal richtig ist der Gedanke, daß jede Teilung, ja jede Zellvermehrung auf einer vorausgegangenen Zunahme an lebender Substanz, auf Wachstum, beruht. Anfechtbar dagegen ist der Zusatz »über das individuelle Maß hinaus«; er ist viel getadelt, oft auch verspottet worden. Was versteht man unter »individuellem Maß«? Ist das nicht eine dogmatische Vorstellung, welche in nichts zerrinnt, wenn man sie genauer zu fassen sucht? Widerspricht ihr nicht die Erfahrung, daß Zellen zu riesiger Größe heranwachsen und unter Umständen doch noch simultan in Hunderte und Tausende von kleinen Zellen zerfallen?

Wir sehen, die Bezeichnung »über das individuelle Maß« ist ein Ausdruck für eine Unbekannte, für ein X, welches das Verhältnis von Wachstum und Vermehrung reguliert; es ist ein schlechter Ausdruck, weil er den Anschein einer Erklärung erweckt, ohne sie zu geben, ein falscher Ausdruck, weil er für viele Fälle der Zellvermehrung gar nicht paßt.

Um mir nun von dem die Zellteilung auslösenden unbekannten Faktor eine Vorstellung zu bilden, bin ich von folgenden Erwägungen ausgegangen. Die Teilung ist der Zustand energischster Tätigkeit der Zelle, bei welcher Kräfte, welche während des Wachstums ruhten, plötzlich in Tätigkeit treten. Am Schluß der Teilung ist wieder ein Gleichgewichtszustand dieser Kräfte erzielt, welcher während des nun folgenden Wachstums aufs neue allmählich eine Veränderung erfährt, bis der zu einer neuen Teilung nötige Grad der Spannung erzielt ist.

Wenn eine Zelle wächst, so wächst auch der zugehörige Kern. Die herrschende Auffassung — sofern man überhaupt von einer solchen reden kann bei einem Problem, welches bisher überhaupt noch nicht als solches erkannt worden ist — geht nun wohl dahin, daß der Kern von einer Teilung zur andern in gleichem Maße wächst wie das umgebende Protoplasma. Wäre dies in der Tat der Fall, so würde das System der in der Zelle enthaltenen Kräfte während des gesamten Wachstums in derselben Gleichgewichtslage verharren, wie sie durch die vorausgegangene Teilung geschaffen worden ist; es würde kein Grund zu besonderen Kraftentfaltungen, wie sie in der Teilung gegeben sind, vorliegen. Wir sind daher genötigt anzunehmen, daß beim Wachstum der Zelle im Wechselverhältnis der Zellteile Veränderungen eintreten, welche allmählich eine Steigerung erfahren, bis sie

den zur Teilung nötigen Grad erreicht haben. Diese Veränderungen in der Konstitution der Zelle müssen durch die assimilatorischen Vorgänge bedingt sein, welche das Wachstum der Zelle verursachen; sie sind nach meiner Auffassung darin gegeben, daß das Wachstum des Protoplasmakörpers und das Wachstum des Kernes während der Assimilation einander nicht proportional verlaufen.

Das Protoplasma ist in letzter Instanz der Träger der Lebensfunktionen. Wie Max Schulze es zuerst klar auseinandergesetzt hat, bildet das Protoplasma die Sekrete, erzeugt die Grundsubstanzen von Bindegewebe, Knorpel und Knochen, die Muskelfibrillen und Nervenfasern oder ist selbst Sitz von Sensibilität und Kontraktilität. Wachstum des Protoplasma ist somit entweder selbst schon Wachstum der funktionierenden Substanz oder Vorbedingung zu demselben. Dem Kerne dagegen kommt nur die Aufgabe zu, die Lebenserscheinungen des Protoplasma auszulösen; dabei erfährt er die Vergrößerung, welche ich sein »funktionelles Wachstum« genannt habe. Da nun die Erfahrung lehrt, daß relativ kleine Kräfte nötig sind, um große Arbeitsleistungen auszulösen, so ist es wahrscheinlich, daß dem ansehnlichen Wachstum der Zelle ein geringes Wachstum des Kernes gegenüberstehen wird. Wenn diese Erwägungen richtig sind, muß sich von einer Zellteilung zur andern allmählich ein Mißverhältnis zwischen Masse des Kernes und Masse des Protoplasma entwickeln; es muß das durch die Kernplasma-Norm gegebene Gleichgewicht gestört werden, die Kernplasma-Relation muß eine Verschiebung erfahren zuungunsten des Kernes, es muß sich eine Kernplasma-Spannung entwickeln, welche allmählich zunimmt, bis schließlich ein Grad erreicht wird, den ich früher Kernplasma-Spannung im engeren Sinne genannt habe. In dieser Spannung erblicke ich die Ursache der Teilung. Ich nehme an, daß, wenn ein Höhepunkt der Kernplasma-Spannung erreicht wird, der Kern die Fähigkeit gewinnt, auf Kosten des Protoplasma zu wachsen, und daß die hierbei sich vollziehenden Stoffumlagerungen zur Teilung der Zelle führen. Zum funktionellen Wachstum gesellt sich das Teilungswachstum des Kernes, um die Kernplasma-Norm wiederherzustellen.

Dieser Versuch zu einer Theorie der Zellteilung setzt ganz bestimmte Veränderungen in der Kernplasma-Relation voraus, welche exakter Untersuchung zugängig sind. Es gilt nur, geeignete Objekte und geeignete Methoden ausfindig zu machen, welche es ermöglichen, das Kernwachstum und das Zellwachstum von einer Teilung zur andern graphisch darzustellen. Daß dieses möglich ist, zeigt die von Herrn

Dr. Popoff entworfene Tabelle I, auf welche ich schon einmal eingegangen bin, um den Einfluß der Temperatur auf die Größe der Kernplasma-Relation zu erläutern. Sie zeigt uns die Größenzunahmen von Kern und Protoplasma des Infusors *Frontonia leucas* von einer Teilung zur andern in Form von Kurven aufgezeichnet, und zwar gelten, wie oben schon hervorgehoben wurde, die Linien *a* und *b* für den Verlauf der Teilung bei 25° C, während die Linien *a'* und *b'* sich auf die Temperatur von 14° beziehen. Es würde mich zu weit führen, wenn ich auseinandersetzen wollte, in welcher Weise von Herrn Dr. Popoff die einzelnen Daten zur Konstruktion der Kurve gewonnen wurden und welche Kautelen alle nötig waren, um gesicherte Resultate zu gewinnen. Für unsre Betrachtungen sind nur die Resultate selbst von Bedeutung. Es wird aber das Zutrauen zu der Zuverlässigkeit der Kurve erhöhen, wenn ich hier mitteile, daß zwei meiner Schüler ganz unabhängig von einander, jedoch nach gleicher Methode die zu der Kurve nötigen Beobachtungen gesammelt haben. Vor 5 Jahren begann Herr von Wierzbitzki die Untersuchung, über die ich schon auf der Breslauer Versammlung der Deutschen zoologischen Gesellschaft berichtet habe. Da derselbe durch politische Verhältnisse verhindert war, die Arbeit zu Ende zu führen, hat Herr Dr. Popoff in einer äußerst sorgfältigen Weise die Untersuchung von neuem begonnen. Im Prinzip stimmten die Untersuchungen beider Herren überein, nur daß Herr Popoff durch sorgfältigere Kultur eine noch größere Exaktheit erzielt hat als sein Vorgänger.

Man sieht, daß das Protoplasma sowohl in der Kälte wie in der Wärme von einer Teilung zur andern eine allmähliche, auf die Zeit ganz gleichmäßig verteilte Zunahme erfährt. Anders der Kern! Er erfährt unmittelbar nach der Teilung zunächst eine Abnahme seiner Masse; dieselbe dauert bei Wärmekulturen 2 Stunden, bei Kältekulturen ca. 6 Stunden. Dann erst beginnt eine erneute Zunahme des Kernes (funktionelles Wachstum). Nach 4, resp. 20 Stunden ist die Anfangsgröße wieder erreicht. Von da ab wächst der Kern ganz langsam weiter bis zur Zeit, in welcher die Teilung beginnt. Hier tritt dann eine ganz rapide Zunahme der Kernmasse ein (Teilungswachstum). Der Kurvenverlauf ist in Wärme und Kälte nahezu der gleiche. Dies wird am klarsten, wenn man die Kältekurve nicht nur ihrem zeitlichen Verlaufe nach, sondern auch rücksichtlich der Größe des Kernes auf die Wärmekurve reduziert. Der Kältekern verhält sich zum Wärmekern wie $1 \cdot 6 : 1 \cdot 0$. Will man die Kältekurve auf die Wärmekurve des Kernes

reduzieren, so muß man annehmen, daß fünf Teilstriche der Kurve, welche für die Wärme 1 · 0 betragen, in der Kälte gleich 1 · 6 sind. Konstruiert man in dieser Weise Wärme- und Kältekurven, so kommen sie fast vollkommen zur Deckung.

Verfolgen wir das Verhalten der Kernplasma-Relation, so kommen wir zu dem Resultat, daß dieselbe von einer Teilung zur andern eine beständige Veränderung erfährt. Für den Anfang der durch die Kurven veranschaulichten Entwicklung bestimmte sie Popoff für Wärmetiere auf 1 : 64—67, für Kältetiere auf 1 : 54. Das ist die Größe, welche ich oben als Kernplasma-Norm bezeichnet habe. In der Folge wächst die Differenz zwischen Kern- und Protoplasmamasse bis zur 15. Stunde in der Wärme, bis zur 70. Stunde (annähernd) in der Kälte, wo sie mit 1 : 98—100 für Wärme, 1 : 84 für Kälte ihren Höhepunkt erreicht. Das ist der Zustand, den ich Kernplasma-Spannung genannt habe. Nun setzt das rasche Wachstum des Kernes ein und führt zu einer Vergrößerung der Kernplasma-Relation, bis zur Zeit der Teilung das ursprüngliche Verhältnis der Kernplasma-Norm wiederhergestellt ist.

Die Analyse der Kurven und der ihnen zugrunde liegenden Zahlen läßt somit erkennen, daß die zu ihrer Konstruktion benutzten Beobachtungen mit den von mir entwickelten theoretischen Auffassungen in bester Übereinstimmung stehen. Unverständlich ist nur die nach jeder Teilung eintretende Kernverkleinerung. Hier ergeben sich zwei Möglichkeiten der Erklärung. Die erste Möglichkeit wäre, daß die Verkleinerung nur eine scheinbare ist, veranlaßt durch eine Kontraktion der Kernmasse unter Abgabe von Flüssigkeit. Der zweiten Möglichkeit wäre vom theoretischen Standpunkt aus größere Bedeutung beizumessen. Wenn der Kern bei der Funktion sich etwas vergrößert, so muß dieses funktionelle Wachstum durch Resorption wieder ausgeglichen werden. Es gilt, durch weitere Untersuchungen zu entscheiden, ob nicht das auffällige Absinken der Kernkurve nach Ablauf der Teilung einer derartigen Resorption zuzuschreiben ist.

Es stehen der Forschung nun viele Wege offen, um die Theorie, welche ich hier entwickelt und durch das genaue Studium eines bestimmten Falles erprobt habe, weiterhin auf ihre Richtigkeit zu prüfen. Der leitende Gesichtspunkt für die Untersuchungen müßte darin gegeben sein, daß man experimentell die Kernplasma-Relation gegebener Zellen willkürlich verändert oder in der Natur vorkommende Zellen mit besonders abgeänderter Kernplasma-Relation genauer untersucht und nun prüft, ob die sich ergebenden Resultate mit der Theorie harmonieren. Relative Zunahme der Kernsubstanz, gleichgültig, ob die-

selbe durch Vergrößerung des Kernes bei gleichbleibender Protoplasmamenge oder Verringerung des Protoplasma bei gleichbleibender Kerngröße herbeigeführt wird, müßte eine Verlangsamung der Teilung und im ersten Fall eine Steigerung der Teilgröße zur Folge haben; umgekehrt müßte relative Abnahme der Kernmasse den Eintritt der Kernteilung beschleunigen, die Teilgröße herabsetzen. Würde die Kernteilung die ausschließliche Konsequenz einer bestimmten Kernplasma-Relation sein, ohne daß anderweitige Momente mitwirken, wie sie durch eine besondere Beschaffenheit der Zellbestandteile, eine Art Reifezustand derselben, gegeben sein könnten, so müßte es möglich sein, durch experimentelle starke Verkleinerung des Kernes Zellteilung willkürlich zu jeder Zeit hervorzurufen. Ich glaube, daß manche Infusorien durch ihre Organisation derartige Experimente ermöglichen. Meines Wissens sind dieselben aber noch nicht ausgeführt worden.

Wohl aber gibt es andre Erfahrungen, welche teils auf Experimenten, teils auf unmittelbarer Beobachtung beruhen, welche schon einen Teil des oben aufgestellten Programmes verwirklicht haben. Daß Zunahme der Kernmasse Verlangsamung der Teilung und Steigerung der Teilgröße bewirkt, lehren uns die Infusorien, deren Kerne die schon oben besprochene Vergrößerung durch funktionelle Hypertrophie oder durch Kältewirkung erfahren haben, vor allem hat es Gerasimoff durch seine interessanten *Spirogyra*-Experimente bewiesen. Daß andrerseits starke Reduktion der Kernmasse eine hochgradige Teilfähigkeit der Zelle zur Folge hat, läßt in unzweifelhafter Weise der Furchungsprozeß jedes tierischen Eies erkennen. Wenn hier in rascher Aufeinanderfolge Teilung an Teilung anschließt, so erklärt sich dies daraus, daß von Anfang an eine enorme Kernplasma-Spannung vorhanden war, welche bei jedem Teilschritt nur zum kleinsten Teil ausgeglichen wird, so daß sofort nach Ablauf einer Teilung die zu einer nächsten Teilung nötigen Bedingungen gegeben sind, bis endlich die Kernplasma-Norm und damit ein Ruhezustand erreicht ist.

Mit diesen kurzen Auseinandersetzungen ist die Bedeutung, welche der Furchungsprozeß für die Ausbildung einer Theorie der Zellteilung besitzt, noch nicht erschöpft; es gilt, noch eine ungemein interessante Besonderheit des Furchungsprozesses zu erklären; das ist seine Periodizität, die Erscheinung, daß die Kernplasma-Spannung nicht sofort bei der ersten Teilung, was ja doch auch im Bereich der Möglichkeit läge, ausgeglichen wird, sondern durch eine ganze Reihe aufeinanderfolgender Teilschritte.

Boveri, welcher dieses Problem ebenfalls klar erkannt hat, hat dasselbe zu lösen versucht, indem er das den Eintritt der Teilung bestimmende Moment in die Chromosomen verlegte. Ausgehend von der Individualitätslehre der Chromosomen nimmt er an, daß die Teilung eintritt, wenn die Chromosomen bis zum Doppelten der Größe, welche sie am Schluß der vorangegangenen Teilung besessen hatten, herangewachsen und damit herangereift sind. Diese Vorstellung involviert die Annahme einer Normalgröße der Chromosomen; es wird mit ihr rücksichtlich der Chromosomen eine ähnliche Auffassung vertreten, wie sie für die Zellen als Ganzes angenommen wurde, als man die Teilung derselben als ein Wachstum über das individuelle Maß hinaus definierte. Ich kann diese Auffassungsweise nicht teilen; ich glaube vielmehr, daß auch für den Verlauf des Furchungsprozesses Relationen zwischen Kernmasse und Protoplasma bestimmend sind, ähnlich wie ich es oben für die gewöhnliche Zellteilung durchgeführt habe. Wenn die Teilung dadurch veranlaßt wird, daß bei einem bestimmten Grad der Kernplasma-Spannung ein Wachstum des Kernes auf Kosten des Protoplasma eintritt und das Protoplasma durch diese Substanzabgabe aktiviert wird, d. h. befähigt wird, die zur Zellteilung nötige Arbeit zu leisten, so muß das Maß der zu leistenden Arbeit in einem gesetzmäßigen Verhältnis stehen zum Maß der chemischen Umsetzungen, welche bei jeder Teilung eintreten. Je größer der zu teilende Zellkörper ist, um so ausgiebiger müssen die chemischen Umsetzungen sein. Einen Maßstab für die letzteren würde uns unter diesen Verhältnissen die Teilungsgröße der Chromosomen liefern. Die Chromosomen können nicht ins Unbegrenzte wachsen, es kann daher auch die am Anfang des Furchungsprozesses vorhandene Kernplasma-Spannung nicht sofort beim ersten Teilungsschritt vollkommen ausgeglichen werden, weil schon bei einem bestimmten, in der Chromosomengröße sich ausdrückenden Maß chemischer Arbeit die Zellteilung durchgeführt wird.

Welche von den beiden Erklärungen größere Wahrscheinlichkeit besitzt, die von Boveri aufgestellte Lehre von der fixierten Chromosomengröße oder die von mir vertretene Lehre von der Chromosomen-Plasma-Relation, läßt sich durch Untersuchung der Chromosomengröße auf verschiedenen Stadien des Furchungsprozesses ermitteln. Nach Boveri müßte die Chromosomengröße zu allen Zeiten im wesentlichen die gleiche bleiben, nach meiner Auffassung müßte sie eine allmähliche Abminderung erfahren, und zwar proportional der Verkleinerung des zur Teilung gelangenden Protoplasmakörpers und der bei der Teilung

sich vollziehenden Umsetzungen. Mit andern Worten: die Chromosomen müssen kleiner werden in demselben Maß, als im Lauf des Furchungsprozesses die Blastomeren kleiner werden. Fräulein Erdmann hat sich der mühsamen Arbeit der Bestimmung der Chromosomengrößen auf den verschiedenen Stadien der Eifurchung von Seeigeln unterzogen. Die Chromosomen wurden bei einer bestimmten Vergrößerung gezeichnet, ihre Länge und Breite gemessen und unter Annahme, daß Breite und Dicke gleich seien, das Produkt von Länge, Breite und Dicke berechnet. Dieses Produkt gibt zwar nicht die Chromosomengröße wieder, sondern nur die Größe eines vierkantigen Prismas, dem die Chromosomen eingeschrieben sind; allein, da es sich ja nur um relative Größenverhältnisse handelt, die Kleinheit der Objekte ohnehin exakte Angaben unmöglich macht, ist die Berechnungsweise für unsre Zwecke ausreichend. Die Größenbestimmungen wurden ferner für Kulturen bei drei verschiedenen Temperaturen ausgeführt, 10° C, 16° C (Zimmertemperatur) und 20° C. Die Resultate der Untersuchung sind in Tabelle II eingetragen. Die Zahlen unter Rubrik b bezeichnen die Größen der Chromosomen in Kubikmikren, die Zahlen unter Rubrik c die Zahl der Minuten, welche zwischen zwei aufeinanderfolgenden, zur Messung benutzten Stadien verflossen sind; die Zahlen in der ersten Rubrik a geben die einzelnen Teilschritte an.

Man kann nun aus der vorliegenden Tabelle leicht entnehmen, daß die Chromosomengröße während des Furchungsprozesses eine ganz bedeutende Abnahme erfährt. Die Chromosomen auf dem Pluteusstadium haben nur etwa 1/40 Volumen von den Chromosomen der ersten Spindel. Es ergibt sich ferner eine unverkennbare Korrelation von Zellgröße und Chromosomengröße; je kleiner die Zellen werden, um so kleiner werden auch die Chromosomen. Für den Ablauf des Furchungsprozesses ist hierin ein sehr wichtiges Moment gegeben. Wäre die Chromosomengröße eine fixierte, so würde der in der Kernplasma-Norm gegebene Gleichgewichtszustand der Zellteile viel früher erreicht werden, der Furchungsprozeß viel eher zum Stillstand gelangen, als es tatsächlich der Fall ist.

Was hier durch direkte Größenbestimmung der Chromosomen erzielt worden ist, hätte, so könnte man mir einwerfen, viel leichter und einfacher durch Größenbestimmungen der ruhenden Kerne erreicht werden können. Fräulein Erdmann hat selbstverständlich auch diese Messungen ausgeführt; sie sind aber für unsre Zwecke nicht so beweiskräftig, weil hier ein neuer, unbekannter Faktor sich in die Berechnung einschleicht, die Imbibitionsfähigkeit des Kernes.

Wir wissen nicht, ob die Fähigkeit, Flüssigkeit aufzunehmen, eine konstante ist oder ob sie nicht vielmehr abändert, je nachdem jüngere oder ältere Kerne gegeben sind und je nachdem diese Kerne in einer größeren oder kleineren Zelle eingelagert sind. Diese im übrigen leicht zu prüfenden Verhältnisse müßten zuvor klargestellt sein.

Die hier zusammengestellten Erhebungen über die Veränderung der Chromosomengröße während des Furchungsprozesses gewinnen weiteres Interesse, wenn wir den zeitlichen Verlauf der Erscheinungen heranziehen.

Es ist eine allgemein bekannte Tatsache, daß die Zellteilungen, je mehr der Furchungsprozeß fortschreitet, eine Verlangsamung erfahren. Jede folgende Teilung beansprucht längere Zeit als die vorausgegangene. Wie die Tabelle III lehrt, dauert es bei *Strongy-*

Tabelle III.

I. Beobachtung.

a	b	c	d	e	f
2		25 Min.	45 Min.	20 Min.	
4	10 Min.	20 »	10 »	5 »	45 Min.
8	5 »	15 »	15 »	5 »	40 »
16	15 »	15 »	20 »	3.4 »	53 »
32	35 »	20 »	30 »	4.3 »	89 »
64	55 »	22 »	30 »	3 »	110 »

II. Beobachtung.

2		18 Min.	42 Min.	18 Min.	
4	11 Min.	16 »	10 »	4 »	41 Min.
8	6 »	17 »	14 »	5 »	42 »
16	20 »	15 »	18 »	4 »	57 »
32	35 »	24 »	25 »	4 »	88 »
64	54 »				

Zwei Beobachtungsreihen über den zeitlichen Verlauf der einzelnen Furchungsphasen des Seeigeleies (nach Rhoda Erdmann). Kolumne a: die Furchungsstadien. b: Zeit von der vorangegangenen Teilung bis zum Höhepunkt des Monaster. c: Monaster bis Amphiaster. d: Amphiaster bis Hantelfigur. e: Hantelfigur bis Ende der Teilung. f: Dauer der gesamten Teilung.

locentrotus lividus 45 (41) Minuten von der ersten zur zweiten Teilung, 40 (42) Minuten von der zweiten zur dritten, 53 (57) Minuten von der dritten zur vierten, 89 (88) Minuten von der vierten zur fünften, 110 Minuten von der fünften zur sechsten usw.

Es ist nun von großem Interesse zu sehen, in welcher Weise die einzelnen Phasen des Teilungsaktes an dieser Verlangsamung beteiligt sind. Zu dem Zweck wollen wir folgende Teilzeiten unterscheiden: 1. vom Abschluß der vorangegangenen Teilung bis zum Höhepunkt der Monaster-Strahlung; 2. vom Monaster bis zum Amphiaster; 3. vom Amphiaster bis zur Ausbildung der Hantelfigur; 4. von der Hantelfigur bis zum Abschluß der Teilung. Diese vier Phasen haben offenbar an der durch die Zellteilung geleisteten Arbeit ganz verschiedenen Anteil. In die erste Phase fällt die chemische Arbeit, die Ausbildung des für die Chromosomen nötigen Materials. In die zweite und dritte Phase fällt die Gruppierung des Materials zu Chromosomen und deren Teilung: in die vierte Phase fällt die mechanische Arbeit der Protoplasma-Teilung. Aus diesen Tabellen ergibt sich nun, daß die letzte Phase sich im großen und ganzen gleich bleibt, daß sie keinenfalls verlängert, eher mit jeder Teilung etwas abgekürzt wird. Die Zeitdauer der zweiten und dritten Phase zusammengenommen wird im Verlauf des Furchungsprozesses größer, jedoch nicht sehr erheblich. Die Verlangsamung des Furchungsprozesses ist somit zum größten Teile durch die erste Phase bedingt, durch die Zeit, in welche nach meiner Ansicht der Ausgleich der Kernplasma-Spannung, die chemische Arbeit der Zelle fällt. Hierin ist eine schöne Bestätigung eines schon früher aufgestellten Satzes gegeben, daß Erhöhung der Kernplasma-Relation eine Verlangsamung der Zellteilung herbeiführt; diese Bestätigung ist um so interessanter, als hier durch die besondere Natur des Objektes ein Faktor ausgeschaltet ist, welcher bei gewöhnlichen Zellteilungen, z. B. den Teilungen der Protozoen, die Klarheit des Resultates trübt. Unter gewöhnlichen Verhältnissen führt Zunahme der Kernplasma-Relation zu einer Zunahme der Teilungsgröße der Zelle und daher zu einer Zunahme der zu leistenden Arbeit. Beim Furchungsprozeß dagegen nimmt mit jedem neuen Teilschritt die Kernplasma-Relation zu, die Zellgröße und damit die zu leistende Arbeit ab. Und trotzdem verlangsamt sich die Teilung.

Eine merkwürdige Sonderstellung nimmt sowohl hinsichtlich der Chromosomengröße als auch des zeitlichen Verlaufs des Prozesses die zweite Teilung ein. Die Chromosomengröße ist ganz unverhältnismäßig gering, die Zeit, in welcher ihr Material gebildet wird, gleichwohl auffallend lang. Vielleicht ist hier eine Nachwirkung des so äußerst interessanten Zustandes der reifen unbefruchteten Eizelle gegeben, welcher darin zum Ausdruck kommt, daß eine

ihrer Konstitution nach besonders zu Teilungen praedisponierte Zelle so lange in Ruhe verharrt. Wir sind genötigt, wie dies auch schon von andrer Seite hervorgehoben wurde, Hemmungen von ganz besonderer, uns noch unbekannter Art anzunehmen. Wie schwierig dieselben überwunden werden, geht daraus hervor, daß auch bei der ersten Teilung vom Stadium, in dem sich Eikern und Samenkern vereinigen, dem Monasterstadium, bis zur Spindel ein langer Zeitraum vergeht.

Ausgehend von der Lehre der Kernplasma-Relation habe ich hier versucht, eine Theorie der Zellteilung zu entwerfen und zu zeigen, wie es jetzt schon möglich ist, die Berechtigung derselben durch ganz exakte Untersuchungen und Experimente zu prüfen.

Ich bin überzeugt und hoffe es sogar, daß die Lehre lebhaften Widerspruch finden wird. Nur würde ich wünschen, daß über sie nicht ohne weiteres der Stab gebrochen wird, wenn hier und da ein Fall sich ergeben sollte, welcher sich nicht ohne weiteres dem Schema einfügen läßt. Schon in der anorganischen Natur tritt uns die Gesetzmäßigkeit der Vorgänge nicht mit mathematischer Klarheit entgegen, weil die Wirkungsweise einer Kraft durch entgegengesetzt wirkende Kräfte mehr oder minder verdeckt werden kann. Um wie viel mehr ist dies bei dem so unendlich viel komplizierteren Getriebe der organischen Natur der Fall. Ich möchte an dieser Stelle selbst große Schwierigkeiten hervorheben, welche meiner Auffassung entgegenstehen, zugleich aber auch auf den Weg hinweisen, auf welchem sich dieselben voraussichtlich werden beseitigen lassen. Diese Schwierigkeiten bestehen darin, daß es außer der Zellteilung und Zellknospung noch andre Formen gibt, in welchen die lebende Substanz an Masse zunehmen und sich vermehren kann. Ich denke hier an das Riesenwachstum der Zellen, wie es sich im Körper vieler Protozoen, beim tierischen Ei und andern ähnlichen Fällen offenbart. Hier haben wir Zellen vor uns, die, ursprünglich klein, durch Ernährung heranwachsen, ohne daß Teilungen eintreten, obwohl durch die auch hier zu erwartende Veränderung der Kernplasma-Relation Gelegenheit dazu geboten wäre. Nun kennen wir Riesenzellen von zweierlei Art, Riesenzellen mit zahlreichen Kernen, sogenannte Syncytien, und Riesenzellen mit einem einzigen, mächtig vergrößerten Kerne. Die ersteren bereiten der Erklärung keine Schwierigkeiten. Hier handelt es sich um Modifikationen oder Störungen der gewöhnlichen Zellteilung, die wir in der Hand haben, auch künstlich hervorzurufen, die darauf zurückzuführen sind,

daß der durch die Kernplasma-Spannung ausgeübte Reiz wohl genügt, um die Kernteilung auszulösen, nicht aber um die Teilung des Protoplasma zu bewirken. Der Grund hierfür kann ein doppelter sein, einmal, daß der ausgeübte Reiz nicht intensiv genug ist, zweitens, daß das Protoplasma nicht Energie genug hat, auf den Reiz zu antworten. Hiermit scheint mir aber auch der Weg gegeben, um das Zustandekommen der Riesenzellen mit einem einzigen Riesenkern zu erklären, ein Weg, auf den abermals experimentelle Untersuchungen hinweisen. Wenn man künstliche Parthenogenesis der Eier durch schwache Reize hervorruft, so beobachtet man gar nicht selten, daß auch die Kernteilungen nicht zum normalen Abschluß kommen, daß die Chromosomen sich zwar vermehren, dann aber wieder untereinander zu einem Kerne zusammenfließen. Indem dieser Prozeß sich immer wieder von neuem wiederholt, können Riesenkerne entstehen, welche dem Keimbläschen des Eies an Größe nicht nachstehen. Durch diese Erfahrungen werden wir darauf hingewiesen, auch die normalen Vorkommnisse riesiger Zellen mit riesigem Kerne und ihre Entstehung aus kleinen einkernigen Zellen darauf zurückzuführen, daß die periodisch eintretenden Kernplasma-Spannungen durch Vervielfältigung des Chromatins, aber ohne Kern- und Zellteilung, ausgeglichen werden.

Es fragt sich nun, ob man an Zellen, welche normalerweise zu einkernigen Riesenzellen heranwachsen, noch Reste einer periodischen Ausgleichung von Kernplasma-Spannungen, wie ich sie hier gefordert habe, nachweisen kann. Obwohl noch keine unter dem Gesichtspunkt dieser Fragestellung unternommenen Untersuchungen vorliegen, gibt es doch Hinweise, daß in der Natur etwas Analoges vorkommt. Auf eine gewisse Periodizität in den Kernveränderungen des Amphibieneies haben Carnoy und Lebrun hingewiesen. Bei der Ovogenese von *Dytiscus* hat Giardina gefunden, daß auf eine Periode der Teilungen, in deren Verlauf sich aus einer Eianlage 15 abortive Eier oder Dotterzellen und ein bleibendes Ei entwickeln, in der üblichen Weise die Wachstumsperiode der Geschlechtszellen folgt. Während derselben werden in den Kernen der Dotterzellen mehrmals hintereinander Teilungsversuche eingeleitet und wieder rückgängig gemacht; aus dem Chromatin entwickeln sich Tetraden, welche sich wieder rückbilden, indem sich ihre Substanz auf das Reticulum verteilt; Andeutungen dieser merkwürdigen Vorgänge werden auch für das Ei beschrieben.

Auf den Versuch einer Zweiteilung ist vielleicht auch die so viel in der Literatur besprochene Bildung von Doppelchromosomen,

das »diplotaene« Stadium der Geschlechtszellen, zurückzuführen, welches meistens durch Annahme einer Konjugation von Chromosomen erklärt wird. Bekanntlich leitet dieses Stadium die für unsre Betrachtungen so wichtige Wachstumsperiode der Ovocyte und Spermatocyte ein, zu deren Beginn sich auch die Reduktion der Chromosomenzahl auf die Hälfte vollzieht. Das Stadium hat für allgemeine Fragen der Zellenlehre ein ganz besonderes Interesse. Zellen, welche bisher eine unausgesetzte Vermehrung durch Zweiteilung erfahren haben, stellen plötzlich diese Vermehrung ein und nehmen dafür an Masse zu. Diese auffallende Erscheinung hat man versucht, als eine zweckmäßige Einrichtung verständlich zu machen: Das Ei muß wachsen, um das zur Ausbildung eines neuen Organismus nötige Material zu sammeln. Dem muß man entgegenhalten, daß eine solche Zweckmäßigkeitserklärung keine kausale Erklärung gibt, da sie uns vollkommen im dunkeln läßt, welche cellularen Vorgänge die zweckmäßige Einrichtung hervorrufen. Die Erklärung ist außerdem nicht einmal ganz zutreffend; denn sie paßt wohl für die Ovogenese, nicht aber für die Spermatogenese. Auch die Spermatocyten zeigen die Wachstumsperiode, obwohl doch hier die Entwicklung das genaue Gegenteil wie beim Ei anstrebt, die Bildung möglichst kleiner und beweglicher Elemente. Ich habe daher den Versuch gemacht, die Wachstumsperiode der Geschlechtszellen durch einen Vergleich mit den Depressionszuständen der Protozoen verständlich zu machen. Auf Zeiten lebhafter Vermehrung folgt bei Protozoen eine Zeit, in welcher Assimilation und Vermehrung darniederliegen. So würde auch die Vermehrung der Geschlechtszellen durch eine Depressionsperiode unterbrochen werden, während welcher die Vermehrung aufhört, nur mit dem Unterschied, daß bei den Eiern die Fähigkeit zu assimilieren, erhalten bleibt. Von einem genaueren Studium der vorausgehenden, in allen Arbeiten so stiefmütterlich behandelten Vermehrungsperiode werden voraussichtlich weitere Beweise für die hier gegebene Auffassung zu erwarten sein. Durch exakte Messungen muß sich ja feststellen lassen, ob wie bei Protozoen durch allmähliche Zunahme der Kernplasma-Relation die Teilungsbehinderung vorbereitet wird[1].

[1] Die Idee, daß die Wachstumsperiode des Eies auf abortive Teilungen zurückzuführen sei, wurde in mir schon vor fünf Jahren wachgerufen, als ich auf die Schwierigkeiten aufmerksam wurde, welche meiner Theorie der Zellteilung aus dem Vorkommen der Riesenzellen mit Riesenkernen erwuchsen; die Idee fand eine Stütze in den Untersuchungen Carnoys und Giardinas.

Die Erscheinung, daß ein Kern, welcher längere Zeit befähigt war, sowohl das Wachstum wie die Teilung auszulösen, im weiteren Verlauf die zur Teilung nötigen Qualitäten einbüßt, die zum Wachstum nötigen dagegen behält, daß er somit nur partiell in Depression verfallen ist, macht die Annahme nötig, daß seine Masse im Vergleich zu früher nicht nur eine Zunahme, sondern auch eine qualitative Veränderung erfahren hat, daß zu dem anfänglich vorhandenen vollwertigen Chromatin ein minderwertiges, nur das Wachstum ermöglichendes Chromatin, ein Trophochromatin, hinzugetreten ist. Ein derartiger Dualismus der Kernsubstanzen läßt sich bei allen einkernigen Riesenzellen durch die Beobachtung feststellen und gibt sich zu erkennen in der Art, in welcher die Riesenzelle wieder in den normalen Zustand vieler kleiner Zellen zurückkehrt. Bei dem Studium dieser Vorgänge darf man sich nicht auf einen so hoch spezialisierten Fall, wie das tierische Ei es ist, beschränken, sondern muß auch die zahlreichen Beispiele ausnutzen, welche Protozoen mit Riesenkernbildung, vor allem Radiolarien und Gregarinen, uns liefern. Die Umwandlungsweise ist hier mannigfaltig variiert, zeigt aber einen Grundzug: daß ein mehr oder minder ansehnlicher Teil des Kernes, eben das Trophochromatin, zugrunde geht, ein andrer Teil zum Aufbau vollwertiger Tochterkerne benutzt wird. Es ist nun von hohem Interesse zu verfolgen, wie sich das Massenverhältnis beider Chromatine zueinander in den einzelnen Fällen gestaltet. Bei den Radiolarien wird die Hauptmasse des Materials zum Aufbau der Kerne der Zoosporen verwandt, ein kleiner Rest geht zugrunde. Bei den Eiern ist das entgegengesetzte Extrem realisiert, besonders bei den großen Eiern der Amphibien. Zwischen beiden Extremen ergeben die Gregarinen, deren Restkörper auf die Bildung von Trophochromatin zurückzuführen ist, alle Übergänge.

Indem ich versuchte, die Entstehung und Umbildung der Riesenzellen mit der Lehre von der Kernplasma-Relation zu vereinbaren,

---

Als ich dann Gelegenheit hatte, die schönen Präparate der Herren Dr. Popoff und Dr. Wassilieff über das diplotaene Stadium bei den Eiern von *Paludina* und den Hodenzellen von *Periplaneta* kennen zu lernen, wurde ich darauf geführt, dieses äußerst interessante Stadium als Zeichen einer ersten Abortivteilung aufzufassen. Durch Herrn Kollegen Haecker wurde ich darauf aufmerksam gemacht, daß schon vor mir Woltereck beim Studium der Ovogenese von *Cypris* den Gedanken gefaßt hat, daß die Doppelchromosomen im diplotänen Stadium auf einen nicht zu Ende geführten Teilungsprozeß zu beziehen seien; er hat es aber unterlassen, daraus Konsequenzen zur Erklärung des Riesenwachstums der Zellen zu ziehen.

bin ich aus den Grenzen, welche ich diesen Ausführungen gezogen habe, schon herausgetreten. Ich hatte in Absicht auseinanderzusetzen, wie die rein quantitative Betrachtung der Bestandteile der Zelle, welche exakter Untersuchung durch Maß und Experiment leicht zugänglich sind, uns jetzt schon Einblicke in den Verlauf des Zellenlebens gewährt und für die Zukunft bei methodischer Fortbildung reiche Ausbeute in Aussicht stellt. Mit unsren Betrachtungen über Riesenzellen haben wir das Gebiet der in den Kernsubstanzen hervortretenden qualitativen Verschiedenheiten berührt. Es würde eine lohnende Aufgabe sein, auch dieses Gebiet zum Gegenstand einer zusammenhängenden Darstellung zu machen. Ist es doch in der Neuzeit ein Lieblingsgebiet cellulärer Forschung geworden, welches nicht zum wenigsten auf amerikanischem Boden eifrige Pflege gefunden hat. Ich brauche hier nur die Arbeiten Boveris, Montgomerys, Suttons, Wilsons und zahlreicher andrer hervorzuheben. Dieselben enthalten Versuche, eine Art qualitative Analyse der Zelle und ihrer Bestandteile zu geben, wenn auch nicht ihrer chemischen, so doch ihrer morphologischen Qualitäten. Abnorme Furchungsprozesse werden zu einer biologischen Analyse der Eigenschaften der Chromosomen benutzt; die Reifungsteilungen werden studiert, um sie mit dem Mendelschen Gesetz in Einklang zu bringen; schließlich gedenke ich noch der Bestrebungen, die Sexualität aus der Anwesenheit spezifischer Chromosomen zu erklären. Auch diese qualitativen Untersuchungen der Zellbestandteile laufen darauf hinaus, die Zellenlehre zu einem Objekt exakter Forschung zu machen, wenn sie auch naturgemäß mit größeren Schwierigkeiten zu kämpfen haben als die hier besprochenen Fragen. Und so können wir denn mit berechtigter Zufriedenheit auf den Entwicklungsgang blicken, den in der Neuzeit die Zellenlehre genommen hat. Können wir doch von ihr sagen, daß sie unser Wissen nicht nur mit Kenntnissen, sondern auch mit Erkenntnis bereichert hat.

Zellstudien an sterilen Bastardpflanzen.

Von

G. Tischler

(Heidelberg).

Mit 120 Figuren im Text.

Inhalt.

Seite

Teil I. Die Entwicklung des sporogenen Gewebes bei sterilen Pflanzenhybriden. 33
1. Einleitung 33
2. Mirabilis 36
3. Potentilla 66
4. Syringa 87
Literatur zu Teil I 104
Teil II. Die theoretische Bedeutung der Unfruchtbarkeit nebst anschließenden Erörterungen über »Mendelspaltungen« und »Erbsubstanzen« 107
1. Über die Ursachen der Sterilität bei Hybriden 107
2. Über die Beziehungen zwischen Mendelspaltungen und Reduktionsteilung 122
3. Über die Annahme besonderer Erbsubstanzen und ihre Beziehungen zu den Chromosomen. 129
4. Über das Auftreten von Sterilität bei mutierenden Pflanzen . . . 136
5. Über das Auftreten von Sterilität bei Kulturpflanzen 141
6. Résumé 144
Literatur zu Teil II. 147

Teil I. Die Entwicklung des sporogenen Gewebes bei sterilen Pflanzenhybriden.

I. Einleitung.

Seit längerer Zeit schon beschäftige ich mich mit der Frage nach den Gründen der Sterilität bei Bastarden, und in einigen kleineren Publikationen (49, 50, 51, 52) habe ich auch bereits eine Reihe der gewonnenen Resultate niedergelegt. Eine wirkliche Einsicht in das genannte Problem ist indes noch keineswegs gewonnen. Wir wissen

nur, daß abgesehen von den Fällen, in denen sekundäre Einflüsse eine Hybridbefruchtung unmöglich machen, Sterilität häufig deshalb auftritt, weil die Sexualorgane degeneriert sind. Es ist dies freilich schon eine alte Erkenntnis, ebenso wie die, daß die weiblichen Geschlechtszellen weniger als die männlichen alteriert zu sein pflegen: das Studium der letzten Jahre hat nun begonnen, die mehr cytologische Seite der Verkümmerungsvorgänge aufzuklären. Von theoretischen Spekulationen ausgehend, denen selbst, wenn sie sich als verfehlt erweisen sollten, doch ein großes Verdienst in der Klarlegung der hier anknüpfenden Fragestellungen zugesprochen werden muß, hatten gewisse Autoren geglaubt, in der Unverträglichkeit der beiden elterlichen Chromatinanteile während der Reduktionsteilungen einen der wesentlichsten Gründe für die Unfruchtbarkeit erblicken zu dürfen. Meine bisherigen Studien haben mir indes keinerlei Anhaltspunkte in der genannten Richtung gegeben, und ich gab zum Schluß meiner letzten Publikation der Erwartung Ausdruck, daß vielleicht durch Zusammenarbeiten von cytologischen und experimentellen Untersuchungen eine Förderung unseres Verständnisses der Sterilität erreicht werden könnte.

In bescheidenem Umfange habe ich diesen Weg nunmehr betreten, daneben aber noch zwei Beispiele näher untersucht, in denen totale oder in gewissem Grade wechselnde Unfruchtbarkeit bei einem Hybridenkreise existiert.

Ein abschließendes Urteil zu geben, bin ich aber auch jetzt nicht in der Lage, und der auf dem letzten Hybridenkongreß von John H. Wilson (58) ausgesprochene Satz (S. 183): »The questions, Why are certain plants so easy or so difficult to cross? and Why are hybrids so fertile or so infertile? are often asked and only incomplete answers have been given to them«, dürfte noch für einige Zeit zu Recht bestehen.

Die spezielle Literatur, die sich mit der Hybridencytologie beschäftigt, habe ich vor kurzem (51) erst angeführt, und seitdem ist meines Wissens mit Ausnahme einer interessanten Arbeit von Gates (22), die wir in unserm theoretischen Teile erst berücksichtigen wollen, keine hierhergehörige Ausführung erschienen. Es bleibt mir aber noch übrig, eine historische Gerechtigkeit zu erfüllen und eines Forschers zu gedenken, der wohl als erster[1]) das Sterilitätsproblem

[1]) Wenn wir die älteren Angaben von v. Gärtner 21) unerwähnt lassen, der noch nicht wie Wichura detaillierte Daten für die einzelnen Arten anführt (s. bei ersterem S. 329ff. besonders 335—341).

eingehender cytologisch zu erfassen versuchte, und zwar zu einer Zeit, die diesem Vorhaben wegen einer mangelnden Mikrotechnik durchaus ungünstig war. Ich meine Wichura (57)[1], dessen ausgezeichnete im Jahre 1865 verfaßte Weidenarbeit mir erst vor wenigen Monaten zu Gesicht kam. Auf S. 33 seines Werkes zählt er die vorhandenen Unregelmäßigkeiten in der Form der tauben Pollenkörner auf und gibt auf den nächsten Seiten genauere Daten an. Bei *Salix cinerea* × *incana* bleiben die Archesporzellen auch nach der Tetradenteilung aneinander hängen, während bei einer Menge andrer Hybriden sich unregelmäßige Teilungen der Pollenmutterzellen finden, so statt der Vier- bisweilen eine bloße Zweiteilung, »wodurch statt vier Pollenkörnern nur zwei entstehen, die aber größer sind als die normalen. In andern Fällen ist die Vierteilung zwar vorhanden, aber ungleichmäßig, wobei in der Regel ein größeres und drei kleinere Fächer mit entsprechend großen Pollenkörnern zum Vorschein kommen. Eine fernere Unregelmäßigkeit liegt darin, daß die Scheidewände der Pollenmutterzellen so unvollständig sind, daß die Pollenkörner der verschiedenen Fächer einer Mutterzelle miteinander verwachsen . . . In seltenen Fällen endlich zerfällt die Pollenmutterzelle in eine große Anzahl, 16—20 und noch mehr kleiner kugliger Zellen, die dann durchsichtig und farblos sind . . . Eine jedenfalls bemerkenswerte Tatsache ist es, daß unregelmäßige Teilung der Pollenmutterzellen nicht unbedingt Unfruchtbarkeit der in ihren Fächern entstehenden Pollenkörner hervorbringt. Im Gegenteil sind die vermöge ungleichmäßiger Teilung der Pollenmutterzellen größer als gewöhnlich ausfallenden Pollenkörner häufig fruchtbar. Unfruchtbarkeit zeigt sich nur bei den hinter der normalen Größe erheblich zurückbleibenden Körnern, die meist auch farblos und durchsichtig sind, ferner bei den in Berührung mit Flüssigkeiten sich nicht entfaltenden Körnern, endlich bei den übermäßig großen oder verwachsenen Körnern, wenn sie von dunkelbräunlichgelber Farbe sind. In welcher Beziehung hier die Farbe des Pollenkorns zur Unfruchtbarkeit steht, ist nicht ganz klar. Vermutlich ist sie das Zeichen einer anomalen Zusammensetzung des Zellsaftes, infolge deren das Pollenkorn außer Stand gesetzt wird, Schläuche zu entwickeln.«

Diese vor mehr als 40 Jahren niedergeschriebenen Sätze verdienen auch heute noch ihre volle Berücksichtigung.

---

[1] Von neueren Autoren hat namentlich de Vries (56) S. 62 die Angaben Wichuras gebührend hervorgehoben.

2. Mirabilis.

Wie schon bei der Untersuchung des sterilen *Bryonia*-Bastards (52), so verdanke ich auch hier das Material der Güte von Herrn Professor Correns, der so liebenswürdig war, mir es Anfang August 1906 in ausreichender Menge aus seinen Kulturen zu übergeben. Ich erhielt sowohl entsprechende Stadien der Stammarten *Mirabilis Jalapa* L. (*alba*), *M. longiflora* L. (*violacea*) und *tubiflora* Fries als der Bastarde: *M. Jalapa* × *longiflora* (1. Gen. fertil, 2. Gen. fertil und steril) und *M. Jalapa* × *tubiflora* (steril).

Dem Leipziger Forscher sei auch an dieser Stelle mein herzlichster Dank dafür ausgesprochen.

Die Knospen wurden von mir im Leipziger Botanischen Institute nach Evakuation der Luft aus den Geweben in Flemmingscher Lösung fixiert und später in üblicher Weise eingebettet und geschnitten.

Bevor ich mich zu meinen cytologischen Ergebnissen wende, mögen einige Vorbemerkungen über die Mirabilisbastarde im allgemeinen erlaubt sein.

Schon seit langem wissen wir, daß zwar die Kreuzung *M. Jalapa* ♀ × *longiflora* ♂ gut gelingt, nicht aber die umgekehrte *M. longiflora* ♀ × *Jalapa* ♂ [Literatur bei Focke (19) S. 343, Correns (10) S. 595], wie manche annahmen, weil die Pollenschläuche von *M. Jalapa* nicht lang genug sind, um die Samenanlagen von *M. longiflora* zu erreichen. Doch hat Jost (27) S. 110 jüngst gezeigt, »daß die Pollenschläuche durchaus nicht so weit zu wachsen pflegen, wie sie das auf Jalapa tun müssen, sondern außerordentlich rasch ihr Wachstum einstellen.« Es liegt nach diesem Autor näher, an stoffliche Verschiedenheiten im Leitgewebe der Griffel zu denken, umsomehr als dies mit anderen Erfahrungen gut harmonieren würde.

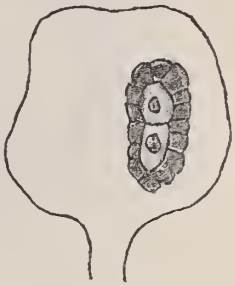
Über die Größenverhältnisse der Pollenkörner bei dem Bastard zwischen *M. Jalapa* × *longiflora* sowie dessen Eltern finden wir bei Correns (S. 604) folgende Angaben:

»*M. Jalapa* hat wesentlich kleinere Pollenkörner als *M. longiflora*, die tauglichen des Bastards sind (fast) ebenso groß wie die der letzteren Art. Die . . . Jalapasippen haben . . gut ausgebildete Körner mit dem mittleren Durchmesser von 189 μ, *M. longiflora* . . solche mit dem mittleren Durchmesser von 243 μ[1]), die relativ sehr

[1]) Hugo Fischer (15) sagt in seiner Dissertation, daß die Pollenkörner von *M. Jalapa* bis 200 μ dick werden. Kerner v. Marilaun (29) S. 96 hat solche von 220—250 μ, bei *M. longiflora* von 200—240 μ gemessen. In einem Antherenfache der *M. Jalapa* fanden sich im Mittel nur 32.

wenigen . . . gut ausgebildeten Körner in den Antheren des Bastardes messen im Mittel fast ebensoviel, nämlich 237 μ. Die Variationsamplitude ist nicht größer wie bei den Eltern. Auffällig ist, daß die schon an ihrem Äußeren als untauglich erkennbaren Körner des Bastardes, statt ebenfalls in ihrem mittleren Durchmesser dem entsprechenden der *M. longiflora* nahe zu kommen, sich vielmehr den untauglichen der *M. Jalapa* nähern. So weit meine freilich nicht sehr zahlreichen Messungen reichen, liegt für diese Körner das Mittel bei *M. Jalapa* bei 114 μ, bei *M. longiflora* bei 166 μ und bei dem Bastard bei 130 μ. Es liegt nahe, die weit über das Mittel hinausgehende Größe der wenigen tauglichen Körner des Bastardes mit der unter dem Mittel bleibenden Größe der zahlreichen untauglichen Körner in Verbindung zu bringen.« Bei den Bastarden der zweiten Generation waren »individuelle Verschiedenheiten der Pflanzen sehr deutlich«. Persönlich erfuhr ich, daß einige Rassen dabei ganz steril, andre in gewissem Umfange steril waren. Als völlig steril hat sich bis jetzt auch die Hybride *M. Jal.* × *tubiflora* erwiesen, über die Correns Näheres noch nicht publiziert hat.

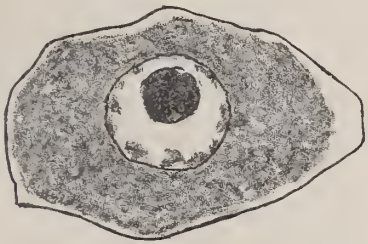
Fig. 1.



Mir. Jal. × *tub.* Längsschnitt durch eine junge Anthere. Vergr. 125.

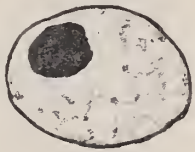
Gehen wir zu der Erörterung der cytologischen Verhältnisse des

Fig. 2*a*.



Mir. Jal. × *tub.* einzelne Archesporzelle. Vergr. 1800.

Fig. 2*b*.



Mir. Jal. × *tub.* Archesporkern mit schön wabiger Struktur. Vergr. 1800.

letzterwähnten Bastardes über, der in seinem Sexualvermögen offenbar am meisten gehindert ist.

Die erste Differenzierung des ♂ Archespors bei *M. Jalapa* × *tubiflora* setzt ganz normal ein. Fig. 1[1]) zeigt uns bei schwacher Ver-

[1]) Sämtliche Figuren wurden von mir mit Tusche und Kohle auf Kornpapier gezeichnet.

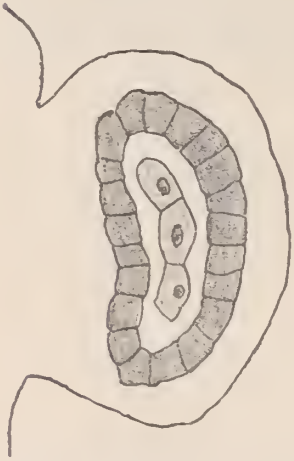
größerung dieses hier sehr wenig zellige Gewebe auf einem Längsschnitte, umgeben von den Tapetenzellen. Drei beliebig heraus-

Fig. 3*a*.

Mir. Jal. × *tub.* Querschnitt durch eine junge Anthere. Vergr. 280.

gegriffene Zellen maßen im Durchmesser 18,3 : 33,3 μ; 18,3 : 29 μ; 18,3 : 22,6 μ; ihre entsprechenden Kerne 10,8 : 12,9 μ; 12,9 : 12,9 μ; 10,8 : 10,8 μ. Die Struktur des ruhenden Kernes ist eine ganz normale (Fig. 2). Das Chromatin liegt in netzigen oder fädigen »Linin«maschen eingebettet, und es würde sich nur fragen, ob in Körnchen oder Tröpfchenform, welch letzteres bekanntlich GRÉGOIRE (23) annimmt. Nach eingehender Durchsicht der betreffenden Präparate muß ich mich dem Louvainer Forscher anschließen, besonders da man häufig nicht distinkte Granula, sondern »schleimig«-ausgezogene Partikel sieht.

Fig. 3*b*.

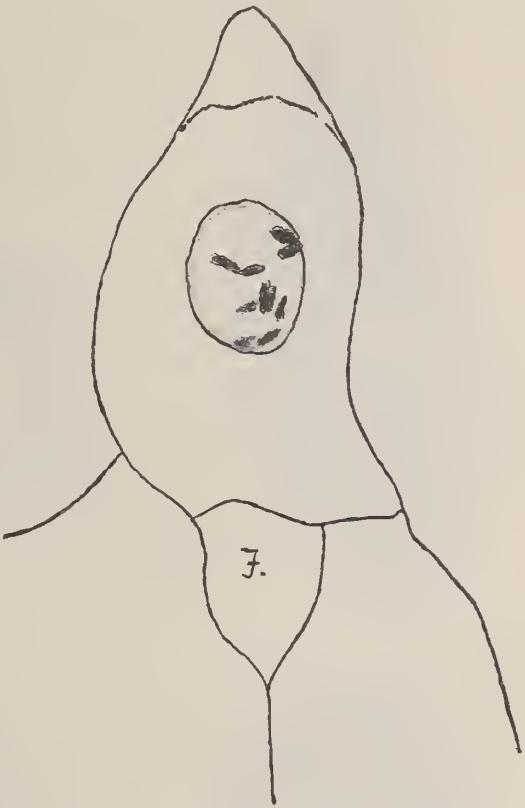


Längsschnitt durch eine junge Anthere. Vergr. 280.

Bei dem nun folgenden Wachstum der Antheren vermögen die Archesporzellen mit den übrigen Geweben nicht gleichen Schritt zu halten. Infolgedessen müssen mehr oder weniger große Intercellularräume zwischen den Pollenmutterzellen auftreten, und auf medianen Quer- oder Längsschnitten sieht man für gewöhnlich nur einige von ihnen, die den Hohlraum durchaus nicht ausfüllen. (Fig. 3).

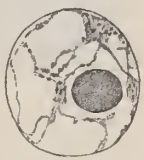
In Fig. 4 haben wir einen solchen Intercellularraum bei starker Vergrößerung gezeichnet. Im Inneren der Zelle sind noch keine sichtbaren Veränderungen gegen früher aufgetreten, mitunter ist nur die wabige Anordnung des Chromatins, eingebettet in ein farbloses Substrat, besonders deutlich geworden. Das erste Anzeichen dafür, daß der Kern der Archesporzelle die heterotype Teilung eingehen will, sehen wir in Fig. 5. Er ist noch von der gleichen Größe wie früher, seine Durchmesser maßen in dem gezeichneten Beispiele 12 : 9 μ. Das Chromatin hat sich fädig ausgezogen und beginnt eine Kontraktion nach einem oder mehreren Punkten. In Fig. 6 *a* u. *b* liegt uns dann die Beendigung dieses Vorganges, das Synapsisstadium, vor. Doch sah ich es niemals »typisch« in meinen Präparaten; in Fig. 6*a* sind zwei »Knäuel« anstatt eines vorhanden, und ich darf nicht unerwähnt lassen, daß die Synapsis, die sonst ungemein häufig anzutreffen ist, hier nur relativ kurze Zeit zu dauern scheint, nach den wenigen Bildern zu urteilen, die ich für unsre Pflanze davon antraf. Auch ist das starke Kernwachstum, das für gewöhnlich eine Synapsis einleitet, hier noch nicht vorhanden, wie ein Vergleich der Fig. 6 mit den vorigen lehrt. Immerhin kann der Zufall hier wohl eine Rolle spielen.

Fig. 4.



Mir. Jal. × *tub.* Archesporzellen mit dazwischen liegendem Intercellularraum *J.* Vergr. 1800.

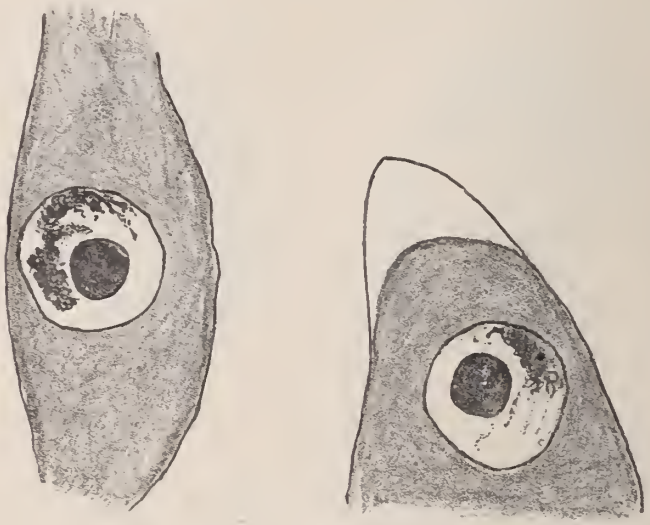
Fig. 5.



Mir. Jal. × *tub.* Im Archesporkern beginnen die Vorbereitungen zur Redukt.-Teilung. Vergr. 1800.

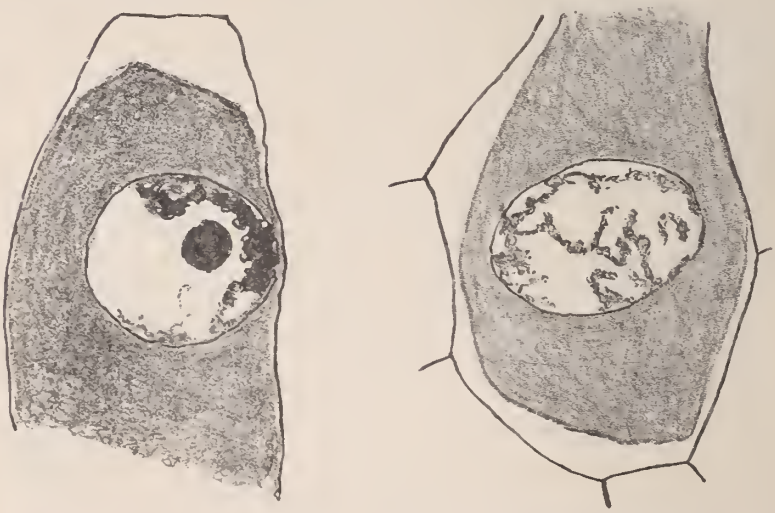
Während der für die ganze heterotype Teilung so wichtigen Phase wird der Kern jedoch stets erheblich größer. In dem Bilde,

Fig. 6*a*. Fig. 6*b*.



Mir. Jal. × *tub.* Archesporkern in Synapsis. Vergr. 1800.

Fig. 7. Fig. 8.



Mir. Jal. × *tub.* Archesporkern kurz nach dem Ende der Synapsis. Vergr. 1800.

Mir. Jal. × *tub.* Archesporkern nach der Synapsis. Beginn der Chromosomenbildung. Vergr. 1800.

das Fig. 7 darstellt, messen seine Diameter schon 14 : 16,1 μ. Das Chromatin liegt nicht mehr ganz so dicht geknäuelt wie vorher. Mit

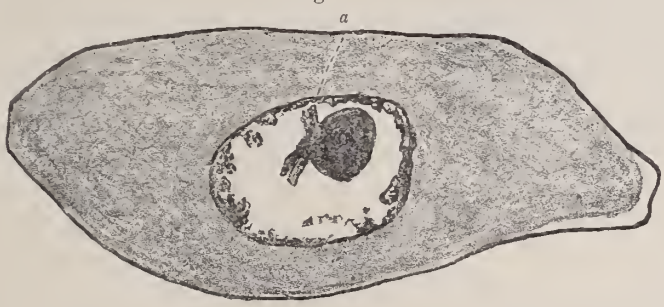
Sicherheit glaube ich sagen zu können, daß ein Zusammenlegen von zweierlei Chromatinfäden oder -schlingen hier noch nicht stattgefunden hat.

Fig. 8 zeigt uns einen Kern von ungefähr derselben Größe (16,1 : 10,7), bei dem die feinen, nirgends scharf begrenzten, chromatinführenden »Bänder« noch in ziemlich wirrer Verteilung sind. Man kann indes schon den Beginn der Chromosomenbildung beobachten, die in Fig. 9 dann weiter fortgeschritten ist. (Bei den gezeichneten Nuclei sind vom Messer größere Teile weggeschnitten.) Über ihre Zahl läßt sich noch nichts aussagen. Eine stärkere »Verdichtung« ist unverkennbar, aber nicht etwa durch Zusammenlegen zweier Elemente zu einem bedingt. Ich habe lange nach unzweifelhaften Bildern gesucht, in denen eine solche Fusion klar zu Tage tritt, und kann auch in Fig. 10 auf eine verweisen, namentlich wenn wir die mit *a* bezeichnete Stelle ins Ange fassen. Die übrigen Chromosomen sind an der Peripherie des Nucleus gelagert, zum Teil nicht klar isoliert, und lassen eine gleich deutliche Verschmelzung nirgends erkennen, stellenweise nur vermuten.

Fig. 9.

Mir. Jal. × *tub.* Die Chromosomenbildung ist weiter fortgeschritten wie in Fig. 8. Vergr. 1800.

Fig. 10.

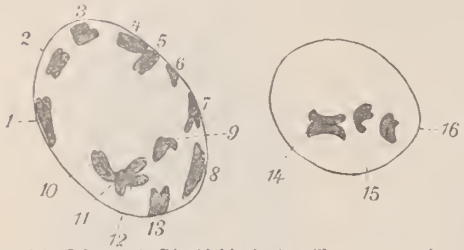


Mir. Jal. × *tub.* Fusion von je zwei Chromosomen zu bivalenten Gebilden, bei *a* besonders deutlich. Vergr. 1800.

Jedes Chromosom baut sich deutlich aus Körnchen oder Tröpfchen von ungleicher Größe und Anordnung auf, doch durchaus nicht in der

Weise, daß einzelne Chromatindisken regelmäßig mit ungefärbten (Linin) Partien abwechseln. Die Kerngröße in Fig. 10 ist 19,3:12,6 μ, die der Zelle, welche bereits erheblich gewachsen ist, 51,6 : 25,2 μ. In Fig. 11*a* u. *b* finden wir nun die typische Diakinese. So ließen sich in Fig. 11*b* sehr gut die durchgängig zu zweien zusammenliegenden Chromosomen erkennen. Der Kern war angeschnitten (die punktierte Linie deutet eine andre optische Ebene in demselben Schnitte an; am Rande der voll ausgezeichneten Ebene liegt eine Anzahl undefinierbarer Chromatinbröckchen. In Fig. 11*a* war mir zum ersten Male die Möglichkeit gegeben, der Frage nach der Zahl der Chromosomen näher zu treten. Ich glaube sie auf 16 nach der Reduktion normieren zu dürfen, wenngleich ich dies nicht mit absoluter Gewißheit behaupten darf. Immerhin müßte sich die wahre Zahl der von mir angenommenen sehr nähern. Der Grund, daß ich trotz der anscheinend so klaren Zeichnung noch eine gewisse Unsicherheit offen lassen muß, liegt darin, daß ich nicht bei allen 16 auch ein Zusammenlegen aus zweien entdecken konnte. Einige am Rande gelegene sehen absolut einheitlich aus; da aber die Dicke mit den übrigen übereinstimmt, glaube ich nicht Bedenken tragen zu sollen, eine durchgängige gegenseitige Bindung anzunehmen.

Fig. 11*a*.



Mir. Jal. × *tub.* Die 16 bivalenten Chromosomen in Diakinese. Vergr. 1800.

Fig. 11*b*.

Mir. Jal. × *tub.* angeschnittener Nucleus. Das Zusammenlegen von zwei Chromosomen besonders gut zu sehen. Vergr. 1800.

Es wird also von mir bei dem Mirabilis-Bastarde ein Zusammenlegen von zwei Elementen erst in der Diakinese für wahrscheinlich gehalten, nicht schon in den früheren Stadien. Das gleiche gibt übrigens auch Hans Winkler (59) für *Wikstroemia indica*, Schaffner (43) für *Lilium tigrinum* an. Parallele Längszüge von frischen chromatinhaltigen Fäden in oder nach der Synapsis konnte ich nie aufdecken, immerhin sind sie bei der

großen Feinheit der hier behandelten Strukturen nicht ausgeschlossen. Sei dem wie ihm wolle, jedenfalls erleidet die Reduktionsteilung keine sichtbare Störung!

Von vornherein ließ sich vermuten, daß bei diesen total sterilen Hybriden ähnlich wie in dem von GREGORY (24) beschriebenen Falle stärkere Unregelmäßigkeiten in den Mitosen auftreten würden, oder auch nur derartige, wie ich (52) sie für die sterile *Bryonia dioica* × *alba* schilderte, die im wesentlichen auf eine gestörte Chromatinverteilung hinausliefen. Nichts davon hier; Fig. 12 zeigt uns die Anaphase der heterotypen Spindel: die beiden Pole scheinen ungleich viel Chromatin zu haben, doch ist dies nur auf das Messer zurückzuführen, wie man aus dem Nachbarschnitt ersehen kann. Zweierlei möchte ich an dieser Spindel aufführen, das besonderer Beachtung wert ist. Erstens ist der von den Spindelfasern eingenommene Raum ziemlich plasmaleer, und dies sticht im Gegensatz zu dem sonstigen dichten Plasma sehr in die Augen. Zweitens erscheinen die Chromosomen sehr lang und dünn, wie viskose Fäden, die an beiden Enden festgehalten und dabei stark in die Länge gezogen werden. Solche Stadien, verglichen mit der Diakinese, der späteren Interkinese oder endlich denen des ruhenden Kernes nach der zweiten Teilung, sind darum besonders lehrreich, weil sie aufs neue ein Beweis dafür sind, daß die Form der Chromosomen etwas ebensowenig Konstantes und zum Unterschiede von nahe verwandten Species Brauchbares ist, wie die Form eines Schleimtropfens. Es könnten nur bei Vergleichung genau derselben Stadien charakteristische Unterschiede zu Tage treten. — Während der Rekonstitution der Tochterkerne findet ein stärkeres Wachstum der Nuclei statt, so daß beide auf ungefähr die gleiche Größe kommen wie vorhin die Archesporkerne. In Fig. 13 haben wir ein Beispiel dafür. Die einzelnen Chromosomen sind klar zu sehen, charakteristisch amöboid an ihrer äußeren Begrenzung und mitunter auch

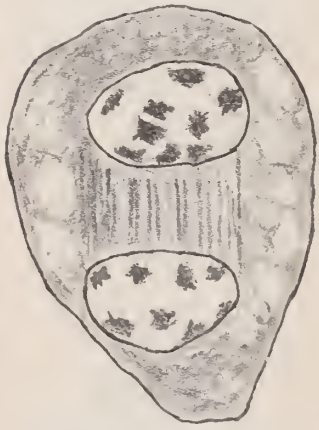
Fig. 12*a*.

Fig. 12*b*.

Mir. Jal. × *tub.* Heterotype Spindel. Vergr. 1800.

durch feine Fortsätze untereinander zusammenhängend. Außerhalb der »rechtmäßigen« Chromosomen finden sich nur vereinzelte, wie Chromatin färbbare Körnchen. Die Maße der Zelle, die sich somit hier nicht entsprechend vergrößert hat, sind 32,2 : 23,6 μ, die der Kerne 7,5 : 12,9 und 8,6 : 12,9 μ.

Fig. 13.



Mir. Jal. × *tub.* Ende der heterotypen Teilung — Interkinese. Vergr. 1800.

Die homöotype Teilung folgt unmittelbar der Interkinese. In Fig. 14 sehen wir die beiden Spindeln gerade während der Bildung der Kernplatte, und auch hier befindet sich kein einziges Chromosom außerhalb der Spindel, die übrigens sich sehr scharf von dem sonstigen Plasma abhob. Die Längsspaltung der Chromosomen für diese Teilung habe ich in günstigen Fällen (s. Fig. 12*a*) schon gut in den Anaphasen der ersten gesehen, wenngleich sie während der Interkinese wieder verwischt war.

In Fig. 15 erblicken wir in drei aufeinanderfolgenden Schnitten das Ende der Tetradenteilung, auch finden sich überall zwischen zwei Kernen die charakteristischen »Verbindungsfasern« bereits angelegt. Die Chromosomen sind wegen ihrer Kleinheit und ihrer rundlichen Form hier für eine Zählung relativ günstig. Bei drei von den vier Kernen zählte ich wieder 16, nämlich

Fig. 14.

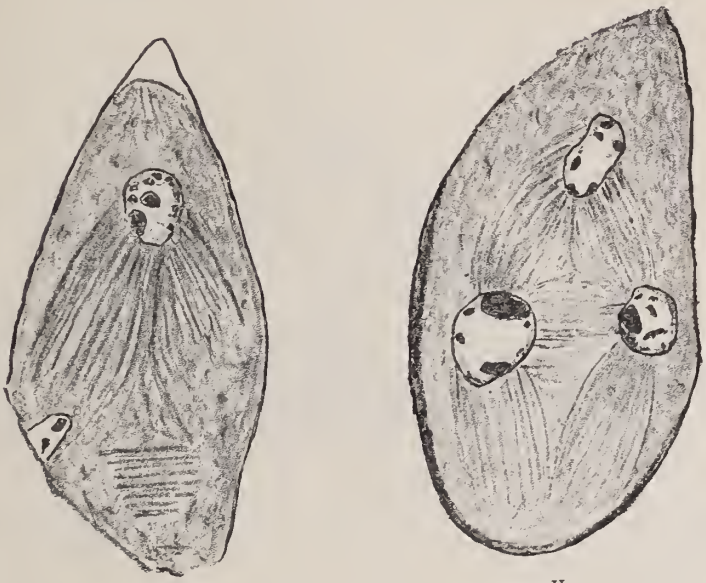
Mir. Jal. × *tub.* Die beiden homöotypen Spindeln. Vergr. 1800.

1. (I) 9 + (II) 7 + (III) 0 = 16
2. (I) 2 + (II) 4 + (III) 10 = 16
3. (I) 0 + (II) 5 + (III) 11 = 16.

Nur über den vierten Kern vermag ich nichts auszusagen. — Nach Anlage der jungen Wände sind somit die Pollen-Spezialzellen fertiggestellt. In nicht wenigen Fällen gelingt aber die Ausbildung der Zellplatte nicht mehr: wir erhalten vierkernige Zellen (Fig. 16), genau wie sie z. B. vor kurzem Rosenberg

(40) gelegentlich für *Hieracium excellens*, Cannon (8) schon früher bei *Gossypium*, vor allem aber Wóycicki (61) und Němec (39) für

Fig. 15.



I II

Mir. Jal. × *tub.* Ende der Tetradenteilung. Drei aufeinanderfolgende Schnitte. Vergr. 1800.

Fig. 15. Fig. 16.

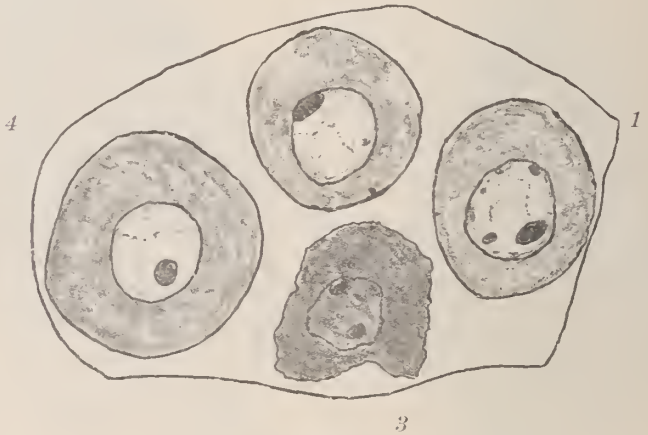
III

Mir. Jal. × *tub.* Ende der Tetradenteilung. Vergr. 1800.

Mir. Jal. × *tub.* Durch Unterbleiben der Zellwandbildung sind die Pollenmutterzellen vierkernig geworden. Vergr. 1800.

narkotisierte Larix-Pollenmutterzellen beschrieben, in denen in erster Linie das Plasma geschädigt wird. Wir werden uns daran erinnern, daß auch in den von uns (51, 52) früher studierten sterilen Hybriden

Fig. 17.



Mir. Jal. × *tub.* Die vier Spezialzellen noch von der Mutterzellmembran eingeschlossen. Vergr. 1800.

jedesmal das Plasma die ersten sichtbaren Schädigungen aufwies. Die Kerne in unsrer Fig. 16 sind offenbar sehr chromatinarm, und je zwei haben die Tendenz, aufeinanderzu zu wandern, was mit den durch Chloroform alterierten gleichfalls übereinstimmt. — Etwas Ähnliches findet sich ja auch sonst in den doppelkernig gewordenen Zellen narkotisierten Materials (s. Nemec (38) für die vegetativen Zellen von *Vicia Faba*). Aber wir werden nach unsren jetzigen Erfahrungen nicht spezifische Wirkungen der Narkotika in diesen Prozessen sehen dürfen, um so mehr als wir solche Vorgänge ja ganz normal in dem dem Archespor benachbarten »Tapetum« entdecken können. Schon mehrfach ist dieses als steril gewordenes Archespor angesprochen worden.

Fig. 18.

Mir. Jal. × *tub.* Junges Pollenkorn. Vergr. 1800.

Ein typisches Bild, in dem uns die vier abgerundeten jungen Pollenkörner vor Augen treten, deren eines allerdings die Anzeichen

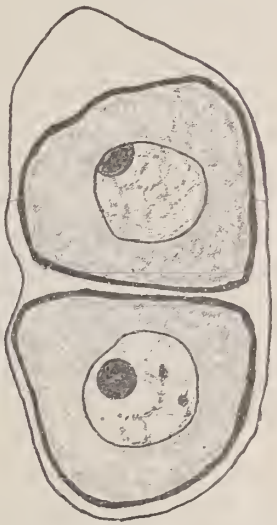
baldiger Degeneration hat, liefert uns Fig. 17; alle sind noch von der verquollenen Mutterzellmembran eingeschlossen.

Es maßen im Durchmesser:

Zelle 1:	17,1 : 14 μ,	Kern 1:	8,6 : 7,5 μ,
» 2:	16,1 : 16,1 μ,	» 2:	8,6 : 9,7 μ,
» 3:	15 : 16,1 μ, (degeneriert),	» 3:	6,4 : 7,8 μ,
» 4:	16,1 : 16,1 μ,	» 4:	7,5 : 7,4 μ.

Betrachten wir die jungen Pollenkörner (Fig. 18) genauer, so sehen wir, daß sie fast alle einen ganz normalen Eindruck machen: das Plasma ist regelmäßig durch die ganze Zelle verteilt, das Chromatin im Kern fein netzartig ausgebildet, öfters allerdings schon ziemlich spärlich. Die abgebildete Zelle mißt 19,3:21,5 μ, ihr Kern 8,6:9,7 μ im Durchmesser. Recht häufig bemerkt man in einer Mutterzellmembran nicht vier, sondern nur zwei Zellen (Fig. 19), die Kerne sind somit hier nicht mehr in die homöotype Mitose getreten, sondern haben sich nach der ersten Teilung in einen Ruhezustand begeben. Den Anfang dieses Prozesses kann man schon sehen, wenn noch nicht die letzten Spindelfasern des heterotypen Schnittes verschwunden sind. Gleichzeitig beginnt eine Verquellung der Membran, worauf wir noch weiter unten im Zusammenhange eingehen werden.

Fig. 19.



Mir. Jal. × *tub.* Nur zwei Spezialzellen aus einer Mutterzelle entstanden. Vergr. 1800.

Während der Inhalt des Pollenkorns darauf in weitaus den meisten Fällen degeneriert, beginnt ein lebhaftes Wachstum der jungen Exine. Es macht den Eindruck, als wenn diese alle zur Verfügung stehenden Nährstoffe an sich reißt und dem Plasmaleibe nichts mehr davon zukommen läßt.

Das erste Anzeichen einer Störung des normalen Stoffwechsels in diesem ist eine ungewöhnlich große Chromatinarmut des Kernes. Das Plasma weist immer größere Vacuolen auf, bis wir schließlich eine einzige große Vacuole mit einem nur dünnen ringsherumgehenden Plasmabeleg sehen. Solche Bilder kennen wir ja nun allerdings auch

von ganz normalen fertilen Körnern her, aber sie sind da immer nur vorübergehende und machen bald den mit dichtem Plasma erfüllten Platz. Bei unsrem Bastard schrumpft indes der Inhalt immer weiter und weiter, so daß er bald selbst in Spuren bei vielen Körnern nicht mehr nachzuweisen ist: das Pollenkorn ist völlig »taub« geworden.

Eine derartige Volumabnahme des Plasmas hat auch Beer (4) für gewisse Körner bei Oenothera jüngst angegeben. Von Fitting (18) war diesem Autor entgegengehalten worden, daß sie evtl. nur durch eine Umfangszunahme vorgetäuscht sein könnte. Hier, bei den tauben Körnern von *Mirabilis*, können wir indes diese Abnahme sicher konstatieren. Ich habe vor allem auch an lebendem Material von *M. Jalapa* (1907) in vielen Körnern das Plasma geschrumpft und obliteriert gefunden. Natürlich ist es schwer zu entscheiden, ob wirklich alles und jedes Plasma aus den Körnern schließlich verschwindet (s. auch Fitting [16] S. 155). Aber wohl darf behauptet werden, daß es sich dann nur um total degenerierte Reste handeln kann, die bei abgestorbenem Nucleus nicht mehr für das Zelleben in Betracht kommen. Und doch nimmt der Umfang und die Dicke der Exine überall stetig zu! Damit sind wir auf eine Tatsache gestoßen, der eine größere theoretische Tragweite nicht abgesprochen werden kann, zumal sie an Daten anknüpft, die durch Fitting (16), Beer (4), Strasburger (48)[1] u. a. seit einiger Zeit bekannt geworden sind, und die zunächst eine lebhafte Opposition geweckt hatten (s. die Diskussion der Literatur bei Strasburger [48]).

Lernen wir zuerst einmal rein deskriptiv die einzelnen Vorgänge des Membranwachstums bei *Mirabilis*-Bastarden kennen. Die Wand der Pollenmutterzelle erwies sich, wie dies nach Mangin (33, 34), Strasburger (47), Beer (4) u. a. zu erwarten war, als stark callosehaltig. Reine Callose ist es aber sicher nicht, genau wie bei den von Beer untersuchten Onagrariaceen, da sie von gewissen Anilinfarbstoffen (Säurefuchsin) lebhaft gefärbt wird. Sonstige Reaktionen weisen auf einen Pektingehalt hin (es lag außerhalb des Rahmens meiner Aufgabe, den Begriff dieser Stoffe zu charakterisieren, was in bezug auf die Ausführungen von Fitting (16) S. 109 gesagt sei). Die Membran verquillt stark nach Beendigung der Tetradenteilung, so daß schließlich die vier Pollenkörner in einer Zone hyalinen

[1] Dagegen sind die Angaben von Ursprung (54), der ein Membranwachstum der plasmaleeren Gefäße durch Messungen glaubt erweisen zu können, von Schellenberg (44) so heftig angegriffen worden, daß wir hier noch von ihnen absehen dürfen.

Schleimes liegen. Mit Corallin-Soda färbten sich diese Reste überhaupt nicht mehr[1]), auch wenn die Schnitte über Nacht in eine gesättigte Lösung des Farbstoffes in 4% Na_2Co_3 gebracht wurden, wohl aber vermochte ich mit Hilfe einer anderen von STRASBURGER empfohlenen Reaktion auch jetzt noch Spuren von Callose nachzuweisen (47, S. 216). Wurden die Schnitte in einer konzentrierten Mischung von Anilinblau und Bismarckbraun gelassen, so nahmen die verquollenen Reste der Pollenmutterzellen-Membran ebenso wie die verquellenden Wände, die sich als dünne Lamellen zwischen den Tetraden zuerst anlegten, die charakteristische grünlichblaue Tinktion an, allerdings nicht mehr durchweg und immer nur sehr schwach. Aber der Gegensatz gegenüber der braunen oder bei überschüssigem Anilinblau reinblauen Färbung des Zellinhalts

Fig. 20*a*.

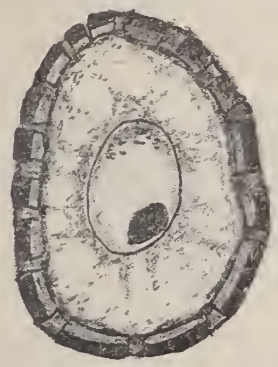
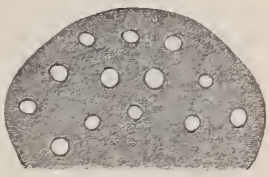


Fig. 20*b*.



Mir. Jal. × *tub.* Junges Pollenkorn. Exine zweischichtig (in *b* von der Fläche gesehen). Vergr. 1800.

ist so scharf, daß er in die Augen springen muß. Ganz unabhängig von diesen eben behandelten Zellwänden legt sich um das junge Pollenkorn als Abscheidungsprodukt des Plasmas die Spezialzellmembran an, die zunächst noch keine Differenzierung erkennen läßt. Bei einer Dicke wie z. B. in Fig. 18 markieren sich aber bereits deutlich einige Stellen, die weniger verdickt als die übrigen sind. Sehr bald zeigt sich auch recht gut eine Scheidung in zwei Schichten, eine äußere, sich mit Säurefuchsin dunkelrot färbende und eine innere hellere von ungefähr der nämlichen Dicke. Die »Ausführungsöffnungen« für den Pollenschlauch sind jetzt schon scharf abgegrenzt (Fig. 20). Von der Fläche gesehen (*b*), weisen sie einen kreisförmigen Querschnitt

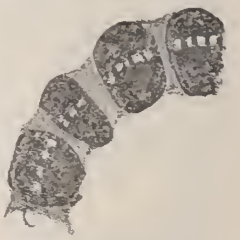
[1]) So auch BEER für *Oenothera*, dagegen erhielt STRASBURGER (47) bei *Hemerocallis* noch gute Callosereaktion.

auf. Ich kann keine Anhaltspunkte dafür finden, daß ursprünglich eine einheitliche Membran vorhanden war, die sich dann nachträglich in zwei Schichten spaltete, muß vielmehr annehmen, daß beide nacheinander aus dem Plasma abgeschieden sind. Dies wird auch dadurch sehr wahrscheinlich, daß dieser Abscheidungsprozeß noch fortschreitet, denn eine kurze Zeit später haben wir eine dreifache Schichtung der Exine (Fig. 21). Die innerste Partie hat wieder genau die gleiche Färbung und annähernd dieselbe Konsistenz wie die äußerste, während die mittelste einen verquollenen Eindruck macht. Die Grenzen zwischen den Schichten sind immer ganz scharf.[1]) Die äußerste und innerste, besonders letztere, wachsen stark in die Dicke, die Mittelschicht wird infolgedessen immer mehr nach außen verschoben. In dieser beginnen nun sehr charakteristische Veränderungen

Fig. 21.

Mir. Jal. × *tub.* Exine dreischichtig; mittelste Schicht homogen. Vergr. 1800.

Fig. 22.



Mir. Jal. × *tub.* In der Mitte der Exine hat sich die junge Stäbchenschicht ausgebildet. Vergr. 1800.

aufzutreten. In bestimmten Entfernungen scheiden sich dunklere von helleren Partien in der Art, wie wir dies auf Fig. 22 sehen: es bildet sich eine »Stäbchenschicht« aus. Cytologische Daten über die Entstehung einer solchen gibt STRASBURGER in seinen »pflanzlichen Zellhäuten« (46, S. 550 ff.). Die Verhältnisse liegen bei *Mirabilis* für eine Untersuchung wohl günstiger als bei der von STRASBURGER studierten *Knautia*, weil wir es hier mit Membranen von viel größerer Breite zu tun haben. Auch bei *Knautia* markiert sich eine helle Linie in der Mitte, wie in unsrer Fig. 21; ein Fig. 20 entsprechendes Bild hat STRASBURGER nicht gesehen, doch meint er S. 552: »Es sei gestattet, hier anzunehmen, daß die drei Schichten . . . . als drei Lamellen nacheinander durch Anlagerung entstanden.« Eine nachträg-

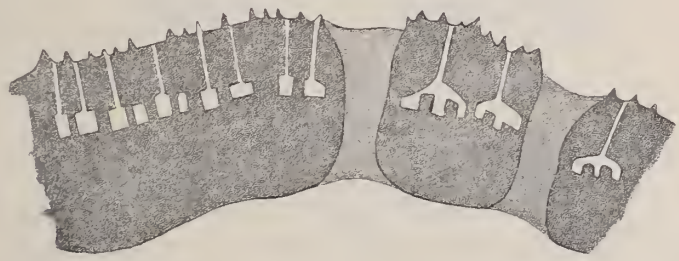
[1] Das Bild erinnert in gewisser Weise an die sekundäre Sporenwand bei *Riccia* (BEER 5), für die eine gleiche Entstehung nacheinander angenommen wird.

liche Spaltung einer einzigen gleichmäßig angelegten Zellhaut ist mithin unwahrscheinlich. Auch unsre Figuren sprechen durchaus für eine nachträgliche Apposition.

Das weitere Wachstum ist im wesentlichen durch Intussuszeption bedingt. Das gilt selbstverständlich für die äußere und die Stäbchenschicht und auch zum großen Teile für die innerste, bei der allerdings noch weitere Anlagerungen aus dem Plasma damit einhergehen können. Sehr schwierig ist die Frage zu entscheiden, wie denn die »Stäbchen« gebildet werden.

Es macht ganz den Eindruck, als ob in der anfangs etwas »verquollen« aussehenden Schicht an einzelnen Stellen Verdichtung der Membransubstanz, an den dazwischenliegenden deren gänzliches Verschwinden auftrete, so daß Hohlräume entstehen. STRASBURGER ist

Fig. 23.

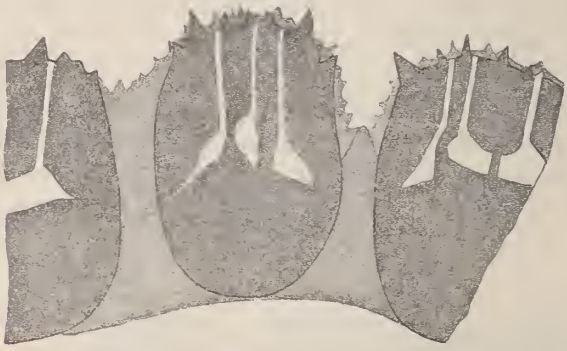


Mir. Jal. × *tub.* Alte Exine, die komplizierte Wandstruktur zeigend. Vergr. 1800.

sich hierüber nicht recht klar. Nur betont er auch (S. 557), daß »Substanz zwischen den Stäbchen . . . nicht nachzuweisen ist«. Und namentlich, wenn wir die älteren Stadien berücksichtigen, dürfen wir sagen, daß die Lücken wirkliche Hohlräume sind. Es bliebe also für uns dann nur entweder die eben ausgesprochene Eventualität einer »Verdichtung« zu Stäbchen, d. h. einer Lösung der Membranstoffe an einigen und Zwischenlagerung des gelösten Materials zwischen die vorhandenen Moleküle an anderen Stellen, oder aber nur ein totales Verschwinden der ganzen Schicht (was wir aber nicht mit Bildern belegen könnten) und Neubildung der Stäbchen durch Wachstum von der innersten oder äußersten Exinepartie. Die erstere der beiden Annahmen erscheint uns die weitaus wahrscheinlichere. — Die Stäbchen durchsetzen, wie uns Fig. 22 lehrt, zunächst die ganze Schichtbreite, doch ändert sich dies mit dem Alter. Man sieht dann häufig (Fig. 23, 24*b*) die Stäbchen nur als kurze Zähnchen

auf der unteren Lamelle aufsitzen. In dem von STRASBURGER beschriebenen Beispiele bei *Althaea* blieben sie dagegen im Falle des Zerreißens der Schicht an der Außenlamelle haften. Dies sah ich zwar unter normalen Umständen bei *Mirabilis* niemals, wohl aber

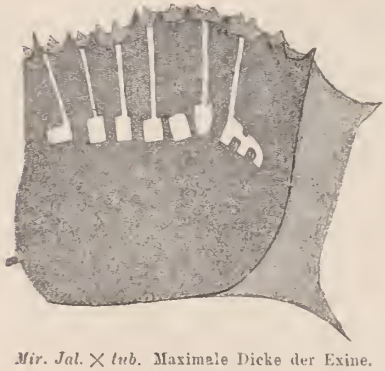
Fig. 24*a*.



Mir. Jal. × *tub.* Maximale Dicke der Exine.. 21,5—22,6 μ dick. Vergr. 1800.

wenn ich die Pollenkörner künstlich dazu brachte, hier durchzureißen (so z. B. nach längerer Behandlung in Javellescher Lauge und Zusatz von konzentrierter Chromsäure). In den meisten Fällen rissen die Stäbchen in der Mitte durch, so daß an jeder Lamelle ein Teil haften blieb, aber auch ein paarmal nahe der unteren Schicht. Doch ist das Ganze wohl von Zufälligkeiten abhängig. Die Stäbchen haben im allgemeinen nicht alle die gleiche Fähigkeit oder Möglichkeit, genügend Membranstoffe in sich einzulagern, und die »zu kurz« bleibenden müssen daher, weil die äußere Schicht stärker wächst als die innerste, am oberen Ende ihre Verbindung durchreißen.

Fig. 24*b*.

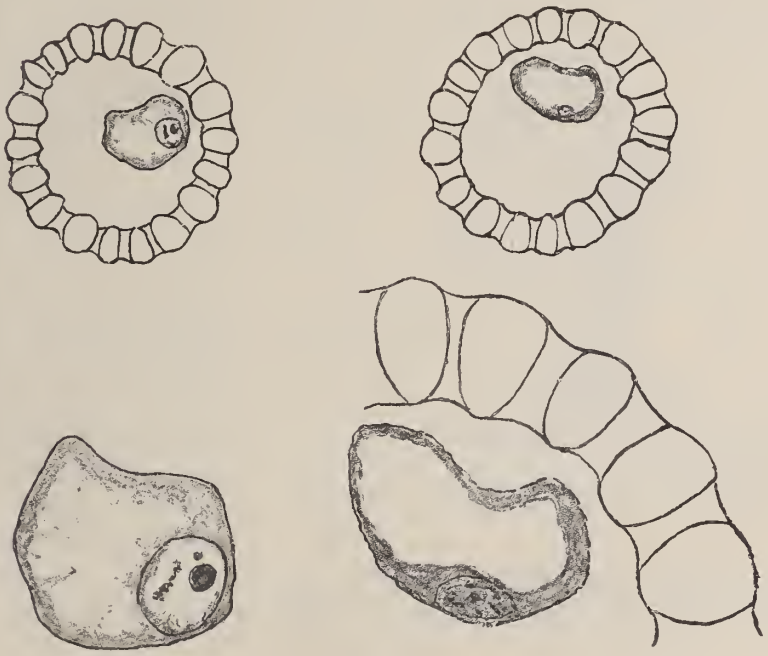


Mir. Jal. × *tub.* Maximale Dicke der Exine. Vergr. 1800.

Allmählich machen sich von den Hohlräumen zwischen den Stäbchen aus auch feine, später breiter werdende Kanäle sichtbar, die nach außen gehen. Vorher war von ihnen nichts zu sehen. Nach dem mikroskopischen Bilde ist somit

nicht zu entscheiden, ob sie schon von Anfang an vorgebildet — nur mit einer Breite, die wir nicht mehr wahrnehmen können — oder nachträglich durch eine Art »Zerreißung« entstehen. Die erstere Ansicht ist mir die wahrscheinlichere. — Vergleichen wir die Fig. 24 etwa mit Fig. 18, so sehen wir, wie sehr die Exine in die Fläche und Dicke gewachsen ist, sie maß schließlich 21,5—22,6 μ Dicke,

Fig. 25*a*. Fig. 25*b*.



Mir. Jal. × *tub.* Charakteristische Bilder, um dae Mißverhältnis zwischen der Größe der Plasmaleiber und der der Exinen zu zeigen. Oben Vergr. 280, unten 1800.

und anfangs war sie ein kaum wahrnehmbares Häutchen! Dabei ist sehr charakteristisch, in welchem Mißverhältnis das Plasma des Pollenkorns dazu steht. In Fig. 25 haben wir einige Habitusbilder, und selbst in Fig. 26 ist noch beträchtlich zu wenig Plasma. Zudem zeigt der Kern schon deutliche Zeichen von Degeneration an sich. In vielen Fällen war überhaupt gar kein eignes Plasma mehr aufzufinden, und zwar in den allerverschiedensten Altersstadien, wie Fig. 27 uns vorführt. Das bedeutet aber, daß die Exinen, also die Zellwände, ohne Beteiligung des eignen Plasma-

körpers gewachsen sind, denn ein Stehenbleiben auf der ursprünglichen Größe war nie oder doch nur sehr selten zu bemerken.

Es könnte nun der Einwand gemacht werden, das Plasma sei infolge der Einwirkung der Fixierungsmittel nur geschrumpft und deshalb entweder in manchen Schnitten durch den Pollen nicht mehr vorhanden, oder wenn wir es dort anträfen, sähe es degeneriert aus. Darauf kann ich jedoch erwidern, daß auch bei lebendem Pollen genau das gleiche zu sehen ist. Ich habe es heuer, da mir Material des Bastardes frisch nicht zur Verfügung stand, an tauben Körnern von *Mirabilis Jalapa* selbst beobachtet, und Herr Professor CORRENS hatte die Liebenswürdigkeit, auf eine briefliche Anfrage mir mitzuteilen, daß auch er völlig tauben Pollen bei *Mirabilis* im Leben wahrgenommen hätte, dessen Membran mit alleinigem Unterschied in der Färbung sich in nichts wesentlichem von der der »vollen« Körner unterschiede. Zudem hat ja auch FITTING (17) den von Miß

Fig. 26.

Mir. Jal. × *tub.* Der Plasmaleib ist zwar noch größer als in Fig. 25, füllt aber auch den Hohlraum bei weitem nicht aus. Vergr. 1800.

Fig. 27.

Mir. Jal. × *tub.* Querschnitte durch völlig leere Pollenkörner in den verschiedensten Altersstadien. Vergr. 125.

Florence Lyon (32) gegen ihn erhobenen Vorwurf, er habe »Kunststrukturen« beschrieben, meines Erachtens überzeugend zurückgewiesen.

Als letzter Punkt bei der Besprechung der Exinebildung wäre noch die Anlage einer großen Anzahl von Stacheln auf der Außenseite hervorzuheben. Diese setzen auf einem Stadium ein, das älter sein muß als unsre Fig. 21, da sie zu dieser Zeit sicher noch fehlen. Etwa in dem gleichen Augenblick, in dem sich die Stäbchenschicht differenziert, finden wir sie zuerst. Anfangs sind sie noch ziemlich klein, doch erreichen sie allmählich (Fig. 23, 24) eine ganz respektable Größe. Jedenfalls findet ihre erste Anlage immer noch statt, wenn die Membran allseits mit dem lebenden Protoplasten in Berührung ist. (Fitting gibt für *Selaginella* das gleiche an, nur bei *S. Galeotti* scheinen die äußeren Verzierungen erst später zu erscheinen.)

Fig. 28.

Mir. Jal. × *tub.* Intine, in die Exinedurchbrechungen hineinragend. Vergr. 1800.

Am nächsten kommen dem von uns beschriebenen Beispiel unzweifelhaft gewisse Erfahrungen auf zoologischem Gebiet, von denen Biedermann (6) in seiner schönen Abhandlung über »Geformte Sekrete« berichtet, vor allem bei Chitinhüllen, Schneckenschalen usw. Wenn der Jenenser Autor dort S. 478 noch die beiden Eventualitäten in Erwägung zieht, »daß die einzelnen Schichten mit all ihren Eigentümlichkeiten entweder unmittelbar aus dem Plasma ... sich differenzieren, oder daß dasselbe in einer zunächst homogenen Substanz geschieht, die dann aber ihrerseits notwendig als ein zunächst noch lebendiges Differenzierungs-, oder wenn man will, Absonderungsprodukt der Bildungszellen anzunehmen wäre«, so dürfen wir für unsren Fall, so markant er zuerst sich von dem gewöhnlichen Wachstumsschema auch unterscheidet, wohl nur die erstere Möglichkeit in Frage ziehen. Freilich, das letzte Wort, ob die Zellwände nicht doch »lebendiger« sind, als wir zurzeit vermeinen, ist wohl noch nicht gesprochen, selbst wenn die Wiesnersche Anschauung, daß die Membranen plasmahaltig sein können, nicht zu Recht besteht.

Wir sind bis jetzt noch nicht auf die Intine zu sprechen gekommen, die vom Protoplasten nach der Exine abgeschieden wird.

Häufig ist sie kaum oder gar nicht nachzuweisen, normal wohl nur an den wenigen Pollenkörnern entwickelt, die plasmagefüllt bleiben. Von besonderem Interesse ist sie dann an den Stellen, an denen die Exine durchbrochen ist (Fig. 28), da sie nicht allein hier weit in die »Ausführungsöffnungen« für den Pollenschlauch hineinragt, sondern sogar an ihrer Außenseite cutinisiert ist und selbst einige kleinere Stacheln nach außen hin aufweist. Auch der Plasmakörper erstreckt sich dabei übrigens in kleinen Zapfen zwischen die Exinedurchbrechungen. —

Wenden wir uns zu der Frage nach der chemischen Zusammensetzung der Zellhäute, so wäre zu sagen, daß Callose — übereinstimmend mit sonstigen Erfahrungen — nicht von mir nachzuweisen war. Auch Cellulose fehlt der Exine ganz und wahrscheinlich auch der Intine (entgegen Angaben für andere Pflanzen), wenigstens war mit J und H_2SO_4 oder Chlorzinkjod keine typische Färbung zu erzielen. Auch nach Behandlung mit Javellescher Lauge gelang es nicht, sie schien vielmehr dann ganz aufgelöst zu sein. — Dagegen sind beide Membranen ungemein pektinreich, die Exine zudem durchgängig sehr stark cuticularisiert.

Den Pektinreichtum vermag man leicht durch Saffraninlösung nachzuweisen, die Tinktion der Intine war eine Art orange, die der Exine mehr gelb. Besonders schön wurde die Färbung, wenn ich die Schnitte für 1—3 Tage in Kupferoxydammoniak gebracht hatte. Das satte Zitronengelb der Exine und das gleichmäßige Orange der Intine stachen dann deutlich voneinander ab. Kupferoxydammoniak und konzentrierte Chromsäure H_2SO_4 lösen sie nicht auf, letztere färbte aber die Exine dunkelrotbraun bis braunschwarz, in ganz dünnen Schnitten einfach rot. Bei Behandlung mit Javellescher Lauge tingierte Chlorzinkjod die Exine zwar immer noch gelbbraun, Saffranin aber kirschrot. In NaOH oder Na_2CO_3 lösten sie sich dann innerhalb des Bruchteiles einer Sekunde völlig auf. Dies war sehr hübsch zu betrachten, wenn man das Reagenz zusetzte, während man die Objekte anschaute.

Konzentrierte Schwefel- oder Chromsäure vernichteten ziemlich rasch die übrigen Gewebe der Antheren, die Exinen fielen ihnen zwar auch zum Opfer, hielten sich aber am längsten, bei einigen selbst eine Minute lang; die langsame Verquellung und allmähliche Lösung war gut zu verfolgen.

Daß die Exine somit aus Cutin und Pektinen sich zusammensetzt, die Intine nur aus letzteren (außer an den in Fig. 28 bezeich-

neten Stellen), deckt sich ganz mit den Funden anderer Autoren an Pollenkörnern. Ich habe nur deshalb die genaueren Angaben hier gemacht, damit man *Mirabilis* auch in dieser Hinsicht mit den neuerdings auf ihr Wachstum hin untersuchten Pollenhäuten vergleichen kann. —

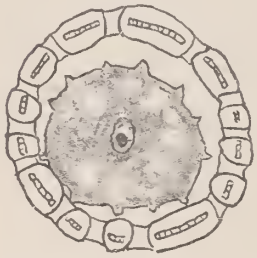
Der merkwürdig gestaltete Pollen von *Mirabilis* erregte schon früh die Aufmerksamkeit der Forscher. Wir finden bereits in den allerersten, den modernen Forderungen an wissenschaftliche Brauchbarkeit einigermaßen entsprechenden Darstellungen den eigenartigen Bau der Exine lebhaft diskutiert. Noch Brongniart [zitiert bei Mohl (35) S. 154] glaubte, daß sie aus einer Anzahl von Zellen zusammengesetzt sei, deren jede in der Mitte einen Ausführungsgang in Form eines Haares oder Stachels besäße. Mohl vermeinte vielmehr, daß ganz allgemein, also auch bei *Mirabilis*, die Exine eine zusammengesetzte Membran darstelle (S. 158), derart, daß Zellen oder Rudimente von solchen in Gestalt von Leisten oder Körnern durch eine Zwischensubstanz zu einem einheitlichen Ganzen vereinigt würden (*Mirabilis* wird dabei S. 313 charakterisiert: »ferme, ponctuée, avec beaucoup de pores«). Die Arbeit von Fritzsche (20) brachte bereits einen großen Fortschritt (s. seine Tafel XI Fig. 4). Wenn er auch noch über die Einfachheit der Exine im Zweifel war, so sah er doch schon die Trennung der Membran in Schichten und die charakteristischen Poren, die er nur darum noch nicht ganz richtig darstellt, weil es ihm noch nicht gelang, Querschnitte durch den Pollen zu erhalten. Interessant ist übrigens seine Bemerkung auf S. 747: »Die weniger großen und nicht so strotzend mit Fovilla[1]) erfüllten Körner, welche sich unter größeren, wahrscheinlich vollkommen ausgebildeten Körnern finden, lassen die (scil. Poren-)Bildung am schönsten erkennen, weil, wie es scheint, ihre Exine von größerer Dicke ist.« Es besteht wohl kein Zweifel, daß Verfasser hier an Körner denkt, die »taub« zu werden begannen. — Erst Schacht (42) bringt 1862 eine annähernd richtige Darstellung; er war auch der erste, der die Pollenkörner zu schneiden begann. Mit Ausnahme des Baues und der Entstehung der Stäbchenschicht finden wir hier alles korrekt. Ferner macht er eine Reihe von Angaben über das Verhalten der Membran gegenüber verschiedenen Reagentien. Sie decken sich mit meinen Ergebnissen, nur kann ich nicht bestätigen, daß die Intine sich in konzentrierter H_2SO_4 sofort lösen soll. Dies war wegen ihres Pektingehaltes auch nicht zu erwarten.

[1]) Das ist »Zellinhalt des Pollenkornes«.

Auch weiterhin haben noch eine Reihe von Forschern auf die *Mirabilis*-Pollenkörner hingewiesen, so vor allem Hugo Fischer (15) in seiner Dissertation S. 27: »*Mirabilis Jalapa* besitzt eine doppelte, etwa 12 μ dicke Exine, beide Teile derselben sehr stark, der Hohlraum niedrig, Stäbchen kurz und spärlich, Oberfläche fein stachlig, feine Poren bis in den Hohlraum der Exine. Pollen sehr groß, bis 200 μ, mit 70—100 punktierten Austrittsstellen.« Und schließlich führt Strasburger (47) in seinem Botanischen Praktikum S. 536 gerade *Mirabilis* als Beispiel für eine Pflanze mit den größten existierenden Pollenkörnern an und beschreibt kurz ihren Bau.

Daß ein so großer und so charakteristisch gestalteter Pollen sich als besonders geeignet erwiesen hat, die Frage des Membranwachstums in plasmaleeren Zellen zu erläutern, haben wir ausführlich begründet.

Fig. 29.



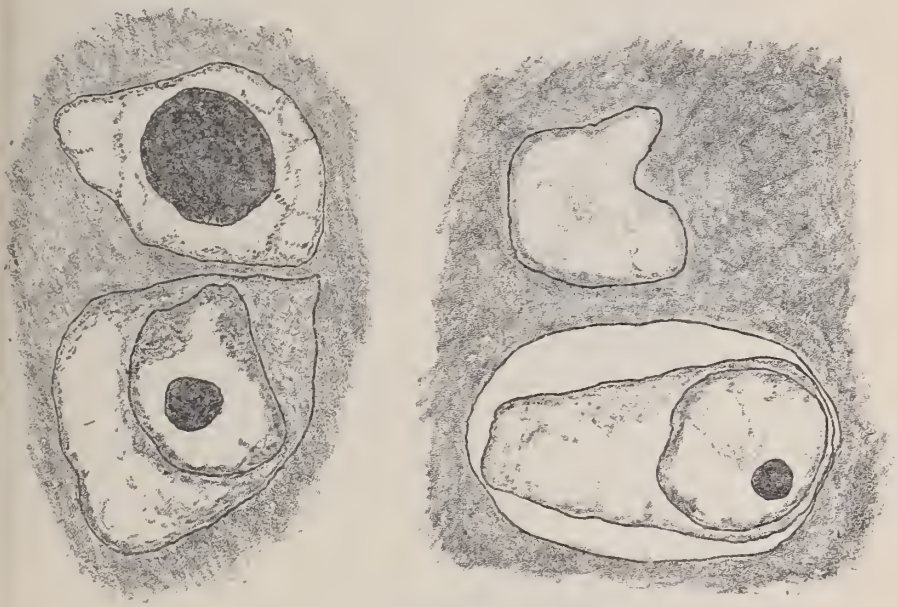
Mir. Jal. × *tub.* »Volles« Pollenkorn. Vergr. 125.

Wenden wir uns jetzt noch kurz zu den wenigen Pollenkörnern, die diesen totalen Schrumpfungsprozeß des Plasmas nicht eingehen. Ein Bild bei schwacher Vergrößerung zeigt uns Fig. 29; hier sehen wir das feinkörnige dichte Plasma, nur wenige kleine Vacuolen abgerechnet, und am Rande auch die kleinen Fortsätze, mit denen es in die Ausführungsöffnungen für den Pollenschlauch hineinragt. In der Mitte gelagert ist der »vegetative« Kern. Andre Bilder zeigten mir, daß es aber auch zur Bildung der »generativen Zelle« kommen kann. Fig. 30 *a* und *b* sollen uns dies bei starker Vergrößerung vorführen. Der generative Kern ist dabei in einer kleinen, nur durch ein Plasmoderma begrenzten Partie des Plasmas gelegen. Ob diese Pollenkörner noch auskeimen können, vermag ich leider nicht zu sagen. Professor Correns schrieb mir, daß es weder ihm noch auch andern überhaupt gelungen sei, *Mirabilis*-Pollen künstlich zum Keimen zu bringen. — Die Tapetenzellen, die offenbar das Nährmaterial für das Wachstum des Pollens, in diesem speziellen Falle meist nur der Membranen, hergeben, schließen sich in ihrem cytologischen Verhalten an die sonst studierten bei andern Pflanzen nahe an.

Anfangs sind sie einkernig, ihr Nucleus teilt sich durch eine Mitose in zwei (Fig. 31), doch bildet sich keine Wand zwischen ihnen aus, sie rücken vielmehr zusammen und lagern sich dicht nebeneinander (gelegentlich mögen auch Fusionen vorkommen). Die

Kernkontouren sind zunächst glatt, bald finden sich viele Nucleolen ein, und nun senden allmählich die Nuclei pseudopodienartige Fort-

Fig. 30*a*. Fig. 30*b*.



Mir. Jal. × *tub.* Vegetativer Kern und generative Zelle aus »vollen« Pollenkörnern. Vergr. 1800.

sätze aus, die dann schließlich durchreißen können (Fig. 32) und so zu typischen »Amitosen durch Knospung« führen. Das Chromatin

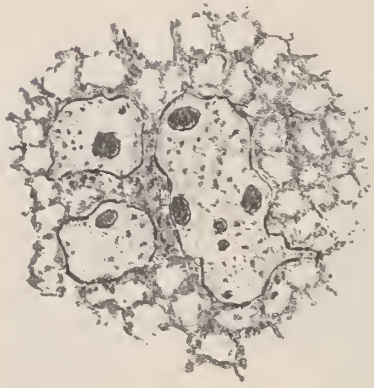
Fig. 31.

Mir. Jal. × *tub.* Junge Tapetenzellen. Rechts Mitose, links beide Tochterkerne nebeneinandergelagert. Vergr. 1800.

tritt immer mehr zu größeren Tropfen zusammen, das Chromatinnetz des »ruhenden Kernes« wird immer ärmer.

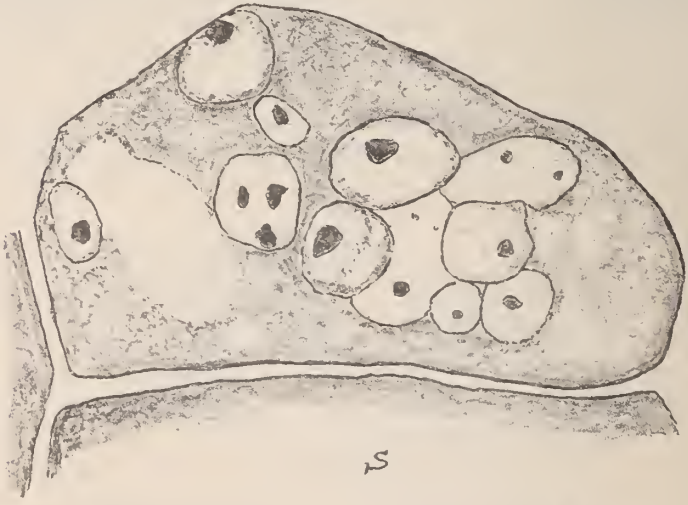
Ganz alte Tapetenzellen, zu einer Zeit, in der die Pollenkörner fast fertig ausgebildet sind, zeigen uns Fig. 33 und 34. Wir haben eine große Menge Kerne, die sich wohl alle durch Knospung aus den beiden ursprünglichen abgeschnürt haben. Bei Einstellung des Mikroskops in andere optische Ebenen kamen noch weitere, auf den Figuren nicht eingezeichnete zutage, so daß jede Ebene voneinander wechselnde Bilder gibt. In den meisten befinden sich nur noch ein oder wenige Nucleolen, das Chromatinnetz ist kaum mehr nachzuweisen, das Plasma ist häufig grob vacuolig (Fig. 34) und besitzt eine Menge von durch Osmiumsäure geschwärzten Tropfen, die auf irgendwelche starke Stoffwechselvorgänge schließen lassen. Chromidialsubstanzen habe

Fig. 32.



Mir. Jal. × *tub.* Kerne aus älteren Tapetenzellen. Vergr. 1800.

Fig. 33.



Mir. Jal. × *tub.* Alte Tapetenzelle. Viele Kerne. Vergr. 1800.

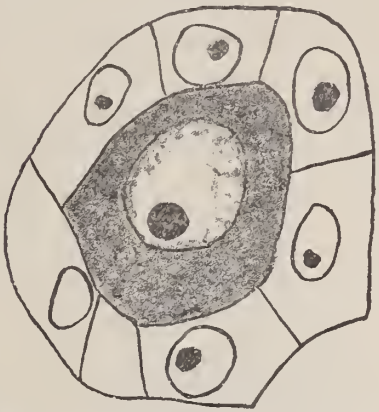
ich bei *Mirabilis* nicht beobachtet. Es werden also hier wie bei *Bryonia* (52) oder *Wikstroemia* (59), wo Hans Winkler ausdrücklich nach ihnen suchte, die aus dem Kern ausgezogenen Stoffe

eine chemische Umsetzung derart erfahren müssen, daß sie für unsre Fixier- und Färbemittel »unsichtbar« bleiben. Vielleicht durchtränken sie das ganze Plasma so gleichmäßig,

Fig. 34.

Mir. Jal. × *tub.* Alte Tapetenzelle. Viele Kerne. Vergr. 1800.

Fig. 35.



Mir. Jal. × *tub.* ♀ Archespor mit Nachbarzellen. Vergr. 1800.

Fig. 36.

Mir. Jal. × *tub.* Embryosack-Mutterzelle. Kern kurz nach der Synapsis. Vergr. 1800.

Fig. 37.

Mir. Jal. × *tub.* Embryosack-Mutterzelle. Vergr. 1800.

daß nur aus dessen allgemeinerer, stärkerer Tinktionsfähigkeit auf eine solche Extraktion geschlossen werden darf. Über die eigentlich ganz identischen Funde in den Riesenzellen der Heteroderagallen sprachen wir schon früher (51). — Die Wände zwischen den Tapetenzellen von *Mirabilis* werden schließlich unter Verquellung gelöst, so daß diese zwischen die Pollenkörner fallen können, wenn sie nicht bereits vorher unter immer größerer Vacuolisation »körnig degeneriert« sind. —

Nur weniges vermögen wir über die Bildung der Megaspore zu sagen. In Fig. 35 haben wir ein Bild, das uns den Gegensatz zwischen der Größe der einzigen vorhandenen Archesporzelle und ihren Nachbarn dokumentiert. In Fig. 36 sehen wir gerade ein Stadium nach der Synapsis; hier scheinen in der Tat Anhaltspunkte dafür vorzuliegen, daß die eingezeichneten dickeren Fäden aus der Fusion zweier parallel gelagerter dünnerer entstanden sind. Endlich ist Fig 37 dadurch von Interesse, daß ganz analog den Verhältnissen beim Pollen die Archesporzelle in ihrem Wachstum nicht mit den vegetativen entsprechend Schritt halten kann, so daß der von dem »Endothel« umschlossene Raum nicht mehr ganz ausgefüllt wird. Weitere Stadien fehlten in meinem Material[1]).

Das übrige, mir durch die Güte von Herrn Professor Correns zur Verfügung gestellte Hybridenmaterial, also der Bastard zwischen *M. Jalapa* und *longiflora*[2]), bietet gegenüber *M. Jalapa* × *tubiflora*, so weit ich sah, keine prinzipiell verschiedenen Gesichtspunkte. In wechselnder Menge sind »taube« Körner vorhanden, deren Membranen genau so wie bei dem ausführlich besprochenen Bastard wachsen.

In der ersten Generation bleiben dabei noch genügend »volle«, so daß Correns sie als fertil bezeichnet, während in der zweiten sich einzelne Rassen genau so, andere wieder gänzlich steril verhalten. Doch finden sich taube Körner auch selbst bei den Eltern in größerer Menge, können also nicht lediglich auf Konto der Bastardnatur gesetzt werden. Correns (9) sagt, daß bei *M. Jalapa* auf ein taugliches Pollenkorn annähernd vier untaugliche (auf eine untaugliche Samenanlage indes drei taugliche) und bei *M. longiflora* auf ein taugliches

[1]) Den Bau des reifen Embryosackes sowie die Vorgänge bis zur Frucht- und Samenreife bei *M. Jalapa* und *longiflora* schildert A. Heimerl (25).

[2]) v. Gärtner (21 S. 338) berichtet darüber: »Der gelbe Pollen ist vollkommen sphärisch, halb durchscheinend, die Körner von sehr verschiedener Größe, die meisten ganz klein, andre aber, und zwar nur wenige, etwa zwei bis dreimal größer, da sie bei den beiden Eltern in einer Anthere von vollkommen gleicher Größe sind.«

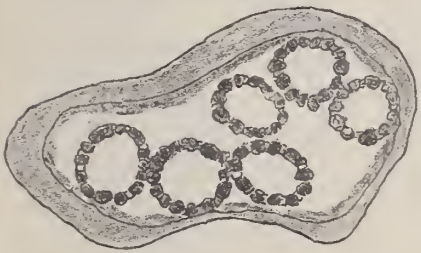
Pollenkorn drei untaugliche (auf eine untaugliche Samenanlage für bestimmte Individuen nur eine taugliche) kommen, und fährt dann (S. 432) fort: »Worauf diese Untauglichkeit eines Teiles der Pollenkörner beruht, habe ich nicht näher untersucht.«

Bevor wir aber zu einer der Stammarten übergehen, scheint es mir zweckmäßig zu sein, unsre bisherigen Ergebnisse für den sterilen Bastard *M. Jalapa* × *tubiflora* kurz mit Rücksicht auf die Sterilitätsfrage zu rekapitulieren. Von dem »Idealschema« wich da zunächst ab:

1. Das Lockerwerden des Archespors, d. h. die Tatsache, daß die Archesporzellen sowohl beim ♂ wie auch beim ♀ Geschlecht nicht in dem Maße zu wachsen vermögen wie die vegetativen Zellen ringsherum;

2. Die nicht ganz typische und — nach den wenigen Bildern zu urteilen — auch nur kurz währende Synapsis;

Fig. 38.



Mir. Jalapa. Längsschnitt durch eine Anthere mit lauter tauben Körnern. Vergr. 100.

Fig. 39.

Mir. Jalapa. Junges Pollenkorn, am Rande zahlreiche Vacuolen. Vergr. 1800.

3. Das Spätaneinanderlegen der Chromosomen, das sich erst in der Diakinese bemerkbar machte, wenn wir von dem einen Bilde, wonach bei der Embryosack-Mutterzelle ev. schon früher die Vereinigung erfolgt, hier absehen.

Völlig normal erscheinen dann wieder die nächsten Stadien, woraus man schon folgern darf, daß die Punkte 1—3 nicht hingereicht haben können, die Mitosen und damit die Weiterentwicklung ernstlich zu stören, wenigstens soweit wir aus morphologischen Daten schließen dürfen.

4. Die Tetradenteilung verlief ganz normal, ohne versprengte Chromosomen, überzählige Kerne u. dgl.

5. Auch sahen wir während der allotypen Teilungen durchaus genügendes Plasma in den Zellen.

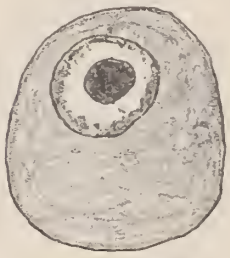
Dagegen führte zur definitiven Taubheit (die wenigen Fälle, in denen der Pollen »voll« war, abgerechnet)

6. die Tatsache, daß schon im unreifen Pollen, bald nach der Loslösung aus dem Tetradenverbande, nicht genügendes Plasma mehr da ist, und endlich,

7. daß wegen ungenügender Ernährung der Pollenkörner baldige Schrumpfung durch Degeneration des Inhaltes eintritt. Die Membranen weisen dabei ein ungehemmtes Wachstum auf.

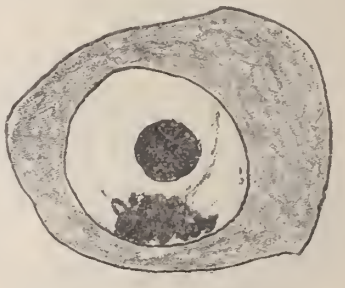
Daß die tauben Körner auch bei den Eltern vorkommen, erwähnten wir oben. Es scheint dies im übrigen bei den einzelnen In-

Fig. 40.



Mir. Jalapa. Junge ♂ Archesporzelle. Vergr. 1720.

Fig. 41.



Mir. Jalapa. Kern in Synapsis. Vergr. 1720.

dividuen zu wechseln. In Fig. 38 haben wir ein Bild, in dem sogar alle Körner einer Anthere bei *M. Jalapa* taub geworden sind. Und in Fig. 39 sehen wir weiter ein junges Pollenkorn desselben Elters, das im Gegensatz zu den benachbarten, die zu dieser Zeit dicht mit Plasma erfüllt sind, bereits eine Menge Vacuolen in der Peripherie aufweist.

Somit blieben nur die ersten drei Punkte unsrer Übersicht noch für die Eltern zu untersuchen. Es war mir leider nicht möglich, dies an dem Leipziger Material zu entscheiden, da die Anfangsstadien hier fehlten. Doch habe ich es an Knospen nachgeholt, die im letzten Sommer in Heidelberg gewachsen sind. Die erste Differenzierung des Archespors ist genau wie bei dem Bastard. Dagegen wichen nun die nächsten Stadien von denen des Hybriden etwas ab. In Fig. 40 haben wir eine junge Archesporzelle mit ruhendem Kern, der 8,4 : 7,8 μ im Diameter maß, und in Fig. 41 einen Nucleus in

typischer Synapsis mit den Maßen 13,2 : 14,4 μ. Diese fanden wir bei dem Bastard ja nicht so ausgeprägt. Indessen kann da der Zufall eine Rolle spielen. Nicht möglich ist das indes für den folgenden Punkt, der das Lockerwerden des Archespors betrifft. Hier, bei *M. Jalapa*, wird durchaus überall der von den Tapetenzellen eingeschlossene Raum vom Sporengewebe ausgefüllt. Die beim Bastard so auffälligen Intercellularen zwischen den Pollenmutterzellen fehlten hier ganz (Fig. 42*a* und *b*). Die Harmonie zwischen dem Wachstum der Tapeten- und dem der Sporenzellen ist somit in keiner Weise gestört.

Ganz das gleiche gilt für das ♀ Archespor. Auch hier findet

Fig. 42*a*.

Fig. 42*b*.

Mir. Jalapa. *a*) Längsschnitt durch eine Anthere in lückenlosem Archespor. Vergr. 250. *b*) ein Teil davon bei Vergr. 1300.

sich der nämliche Unterschied zwischen Elter und Bastard, den wir bei Vergleich von Fig. 37 und Fig. 43 wohl leicht wahrnehmen. (Diese Figur zeigt uns auch, daß im Embryosack genau wie im Pollenkorn sich nicht nach der ersten Teilung eine Querwand gebildet hat).

Und so dürfen wir wohl sagen, der einzige morphologisch nachweisbare, gesicherte Unterschied zwischen Bastard und Elter ist der, daß bei letzterem das Archespor die normale, im Entwicklungsgang der Pflanze »vorgesehene« Größe erreicht, im ersteren dagegen nicht!

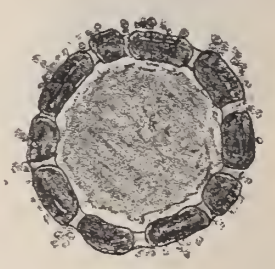
Zum Schluß sei noch auf Fig. 44 hingewiesen, weil man an diesem vollen Pollenkorn von *M. longiflora* gut sieht, wie aus den

feinen Poren in der Exine und dem Hohlraume zwischen den Stäbchen eine ölige Substanz herausgeflossen war, die nun in Tropfenform außerhalb des Kornes lag. Es ist das wohl der Stoff, von dem Strasburger (47, S. 536) spricht: »In Chloralhydrat wird ein gelb sich färbendes Öl gut sichtbar, und der optische Durchschnitt zeigt, daß es die Zwischenräume zwischen der inneren und äußeren Schicht der Exine erfüllt.« Über seine chemische Zusammensetzung wissen wir nichts, außer daß es von Osmiumsäure nicht geschwärzt wird.

Fig. 43.

Mirab. Jalapa. Embryosack-Mutterzelle in Teilung. Vergr. 1720.

Fig. 44.



Mirab. longiflora. Volles Pollenkorn. Vergr. 125.

3. Potentilla.

Haben wir bei unsren Mirabilis-Bastarden Individuen kennen gelernt, bei denen die »Taubheit« und die dadurch bedingte Sterilität der Pollenkörner schon bei den Eltern bis zu einem gewissen Prozentsatz sich zeigt, und nur bei den Hybriden selbst ganz sterile Rassen existieren, so wollen wir uns jetzt zu einem weiteren Bastard wenden, der ebenso wie die Eltern (oder hier richtiger wie ein Elter) in nicht unerheblichem Maße taube Pollenkörner hat, daneben aber noch so viel gesunde, daß die Pflanze als »gut fertil« gilt. Hier hätten wir nach Untersuchung der unter normalen Bedingungen gewachsenen Pflanzen zu ergründen, ob es möglich wäre, durch Versetzen unter abnorme Bedingungen eine völlige Sterilität hervor-

zurufen. Denn das, worauf uns unsre bisherigen Studien gebracht haben, ist ja eben, daß die Unfruchtbarkeit möglicherweise stets etwas durchaus »Relatives« sein könne und nicht durch prinzipielle Nichtverbindung der Chromosomen oder ähnliches bedingt sei.

Ich wählte zu genauerem Studium den Bastard *Potentilla Tabernaemontani* Aschers. × *rubens* Zimm. (Ich gebrauche diese Namen anstatt der gebräuchlicheren *P. verna* L. (z. Th.) und *opaca* L. (z. Th.) im Anschluß an Ascherson-Gräbners Synopsis (2), da ich glaube, daß nur dann allmählich eine Einigung in dem so unerfreulichen »Nomenklaturstreite« erreicht wird, wenn wir unter Verzicht auf eigene Liebhabereien oder »Prioritätsentdeckungen« uns an allgemein anerkannte Standard-works halten). Schon bei Focke (19) finden wir die Angabe, daß, während *P. rubens* durchaus gesunden Pollen besitzt, der des andern Elters, *P. Tabernaemontani,* so »mischkörnig« ist, daß die Frage aufgeworfen werden könnte, ob nicht die Pflanze ein konstant gewordener Bastard sei. Im übrigen dürfte es indes niemandem einfallen, in unsrem allverbreiteten und allergemeinsten Fingerkraut einen Hybriden zu sehen, wenn nicht dies eine, den »Floristen« als Charakteristikum erscheinende Merkmal existierte. Ascherson und Gräbner erwähnen denn auch gar nicht die Möglichkeit eines Hybridenursprunges der *P. Tabernaemontani.* Nur, und das wird bei unsrer theoretischen Betrachtung sehr beachtet werden müssen, liegt in *P. Tabernaemontani* eine Pflanze vor, die wahrscheinlich in eine große Zahl von distinkten Rassen (wir können auch sagen: elementaren Arten) zerfällt. Dies betont neuerdings z. B. ganz besonders K. Johansson (26, S. 8), der speziell über den Formenkreis unsrer »Species« auf der Insel Gothland gearbeitet hat. Nehmen wir nach andern Analogis an, diese »petites espèces« hätten sich auf dem Wege der Mutation gebildet, wobei wir noch zu bedenken hätten, daß *Potentilla* und *Alchimilla* nahe verwandt sind, so würden wir vor der Tatsache stehen, daß die stark mutierende *P. Tabernaemontani* in ihren ♂ Geschlechtsprodukten häufig taub ist, die, soweit wir wissen, konstant bleibende *P. rubens* dagegen fast nur gesunden Pollen hat.

Das Material des Potentillabastards, der »vegetativ oft kräftiger, schöner und großblütiger« als jeder der Eltern ist[1]) [Th. Wolf (60), S. 80], sowohl wie das von *P. rubens*, verdanke ich der Liebens-

[1]) Die Bastarde verdrängen dabei häufig die beiden Eltern ganz, »was man sich nur durch ihre vegetative Überlegenheit über die Eltern und ihr wenig geschwächtes geschlechtliches Reproduktionsvermögen erklären kann«.

würdigkeit des besten deutschen Potentillenkenners, Herrn Dr. Th. Wolf in Dresden. Es stammt von grasigen Abhängen bei Dresden-Plauen, war ursprünglich zu andrem Zwecke von mir erbeten und befindet sich seit 1903 im Heidelberger botanischen Garten in Kultur.

P. Tabernaemontani stand mir in reicher Menge aus Heidelberg zu Gebote, und zwar, wie mir Herr Dr. Wolf nach Einsendung einiger Exemplare gütigst bestimmte, in einer »forma septennata der varietas typica«.

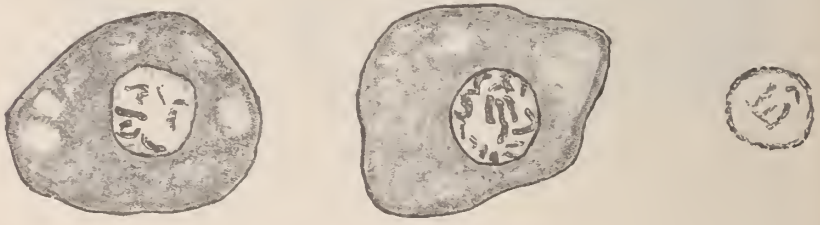
Fig. 45.

Potent. Tabern. × *rubens.* Aster-Stadien bei vegetativen Mitosen, von oben gesehen. Vergr. 1800.

Bevor wir zu der Schilderung der Pollenentwicklung übergehen, sei es mir erlaubt, nur wenige Worte über die Zahl der Chromosomen in den vegetativen Zellen zu sagen. Sie war sehr schwer festzustellen, da die Chromosomen so dicht lagen, daß sie sich kaum voneinander abgrenzten (s. Fig. 45).

Nach längerem Suchen bescherte mir aber der Zufall ein Bild, bei dem ich in drei aufeinanderfolgenden »optischen Ebenen« sicher

Fig. 46.



Potent. Tabern. × *rubens.* Drei aufeinanderfolgende optische Ebenen einer vegetativen Zelle, deren Kern sich zur Teilung anschickt. 32 Chromosomen. Vergr. 1800.

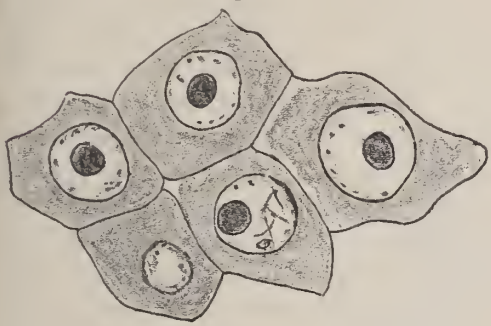
32 Chromosomen isolieren konnte. Es handelte sich dabei um ein Stadium, das auf das Spirem folgt, in dem alle Chromosomen freie Enden aufweisen. Die Figur entspricht also der Diakinese, nur daß die Bindung bei 2 und 2 fehlt.

Fig. 47 soll uns dann ein paar junge Archesporzellen vor Augen führen, für deren einige, willkürlich herausgegriffen, ich wieder die Größenmaße angeben will. Z. B. Durchmesser der Zellen 12,9 : 8,6 μ; 12,9 : 8,1 μ; 16,1 : 8,6 μ; die der zugehörigen Kerne: 5,9 : 5,9 μ; 4,8 : 6,4 μ; 7,5 : 7,5 μ. Auch hier vermögen wir wie bei *Mirabilis*

im Ruhestadium das Chromatin nur in Form von Tröpfchen zu erkennen, wie sie etwa bei viskosen Flüssigkeiten sich bilden.

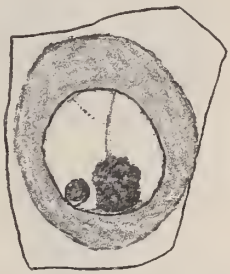
Vor Beginn der Synapsis bemerkt man stets ein Wachstum der Kerne, so messen einige willkürlich gewählte 9,7 : 11,8 μ; 9,7 : 9,7 μ; 12,9 : 7,5 μ; 10,7 : 10,7 μ; 9,6 : 8,4 μ. Wie Fig. 48 erkennen läßt,

Fig. 47.



Potent. Tabern. × *rubens.* Junge Archesporzellen. Vergr. 1800.

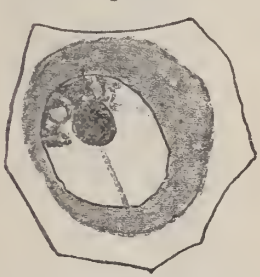
Fig. 48.



Potent. Tabern. × *rubens.* Synapsis. Vergr. 1720.

liegt während der Synapsis das gesamte Chromatin, eingebettet in den feinen Lininfäden, zu einem starken Klumpen geballt, neben dem Nucleolus. Wir sehen in der Figur auch noch einen chromatinfreien Doppelfaden, der an der entgegengesetzten Kernwandung sus-

Fig. 49.



Potent. Tabern. × *rubens.* Beginn der Synapsisauflockerung. Vergr. 1720.

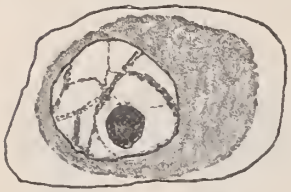
Fig. 50.

Potent. Tabern. × *rubens.* Fadenknäuel gänzlich aufgelockert. Vergr. 1720.

pendiert bleibt. Im übrigen ist es ganz unmöglich, zu dieser Zeit schon irgendwelche Doppelstrukturen aufzufinden, auch nicht wahrscheinlich, daß sie bereits durchgängig existieren. Denn bei dem Wiederauflockern des Synapsisknäuels, wie es uns Fig. 49 vorführen soll, und noch deutlicher in Fällen, wie sie Fig. 50 repräsentiert, ist

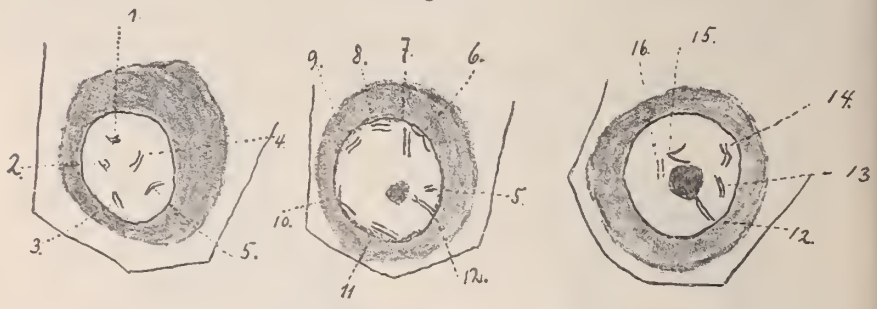
höchstens hier und da von parallel gelagerten Fäden etwas zu sehen; daneben sind jedesmal ganz dünne, mit Chromatineinlagerungen versehene Stränge vorhanden, die unzweifelhaft einfach sind. Das Chromatin kann sich häufig so regelmäßig in die Fäden einfügen, daß wir den Eindruck der bekannten »Perlschnur« bekommen. In Stadien, die der Diakinese vorangehen, werden die Doppelfäden aber immer häufiger; bei Fig. 51 zeigt sich schon die große Mehrzahl bivalent, und einige sind selbst zu einer Einheit verschmolzen, die den Ursprung aus zwei Fadensystemen nur noch durch ihre Dicke argwöhnen läßt. — Die Diakinese erlaubt uns sehr schön die Zahl der Chromosomen zu bestimmen, die wieder wie bei *Mirabilis* 16 betrug. Die Doppelbildungen waren meist genau ‖, seltener wie Chromosom 10 und 15 ⟨, nur durch Zusammenschluß an einem Ende zustande gekommen. Zuweilen beobachtete

Fig. 51.



Potent. Tabern. × *rubens.* Fast überall »Doppelfäden« im Kern. Vergr. 1720.

Fig. 52.



Potent. Tabern. × *rubens.* Diakinese. In drei aufeinanderfolgenden Ebenen. 16 Doppelchromosomen. Vergr. 1720.

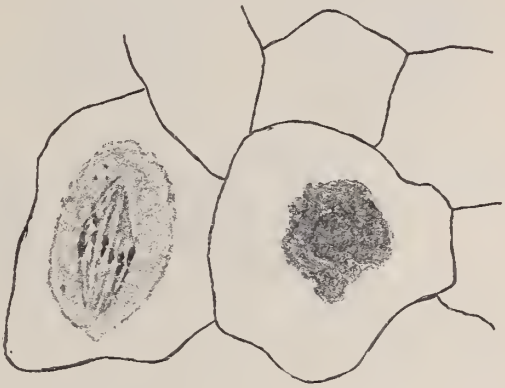
ich noch einige »Chromatinkörner«, die nicht in die Chromosomen inbegriffen waren, doch ohne irgendwelche Regelmäßigkeit. Die Maße des Kernes während der Diakinese haben sich gegenüber denen der Synapsis nicht mehr verändert. — Nun setzt mit dem Auftreten von Spindelfasern die Reduktionsteilung ein, die auch hier wie bei *Mirabilis* fast stets normal verläuft.

In Fig. 53 (links) sehen wir eine heterotype Spindel. Außer den scharf abgegrenzten Chromosomen machen sich im Plasma nur kleinere dunklere Teilchen bemerkbar. Doch ist das Auftreten

solcher »extranuclearer Nucleolen« ja häufig gerade im Verlaufe der Mitosen zu konstatieren.

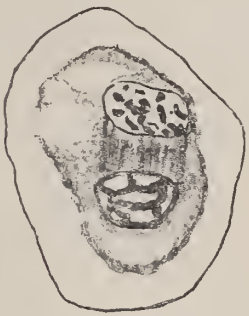
Schon bei dieser im übrigen sehr »gesund« aussehenden Zelle fällt auf, daß nicht genügend Plasma vorhanden ist, selbst wenn das Bild bis zu einem gewissen Grade durch die Fixierungsmittel beeinflußt ist. Studien an lebendem Material, die ich im Frühjahr 1907 vornahm, zeigten mir stets einen dünnen plasmatischen Wandbeleg und darunter zahlreiche kleinere und größere Vacuolen. Es war also in der Tat ein Einfluß der Fixierung bei Bildern wie Fig. 53 vorhanden und eine gewisse »Unnatürlichkeit« erzeugt, aber das prinzipiell Wichtige, die Plasmaarmut, war auch durch diese heurige Konstatierung nicht erschüttert. Nun gab es eine Anzahl Zellen, die wie in Fig. 53 (rechts) bereits völlig degeneriert sind und deren Zellinhalt intensiv

Fig. 53.



Potent. Tabern. × *rubens.* Links Zelle mit heterotyper Spindel; rechts Zellen völlig abgestorben, Inhalt speichert intensiv Farbstoffe. Vergr. 1800.

Fig. 54.



Potent. Tabern. × *rubens.* Ende der ersten Teilung. Vergr. 1800.

Fig. 55.

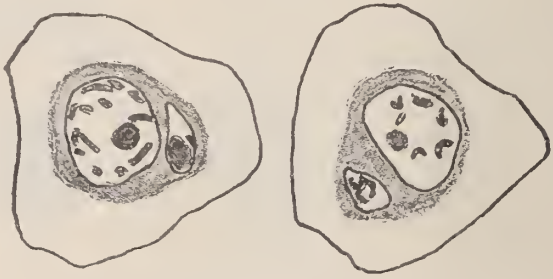
Potent. Tabern. × *rub.* Teilung einer sehr plasmaleeren Zelle Vergr. 1800.

Farbstoffe speichert. Solche früh verkümmernde Zellen beschreibt übrigens unter anderm auch Juel (28, S. 640) für seinen Syringa-Bastard. Immerhin existieren nur sehr wenige Archesporzellen, die

gar nicht mehr bis zur zweiten Teilung gelangen. — Fig. 54 zeigt uns ein Endstadium: in dem einen Dyadenkerne sind die Chromosomen zu einer Art Spiremband zusammengetreten, während sie in dem andern das normale »Interkinese«-Aussehen haben. Das Plasma ist wieder stark vacuolig, weniger dicht, als es für gewöhnlich hier zu sein pflegt.

Von Interesse ist auch Fig. 55, die sich von der vorigen nur dadurch unterscheidet, daß der Plasmaleib zum Zellvolumen in einem

Fig. 56.



Potent. Tabern. × *rubens.* Ungleiche Verteilung der Chromosomen auf die Dyadenkerne. Vergr. 1800.

besonders großen Mißverhältnisse steht. Die Durchmesser der Zelle waren in diesem Falle 22,6 : 22,6 μ, die des Protoplasten dagegen nur 9,7 : 9,7 μ! Dabei sehen die Dyadenkerne ganz normal aus.

Die Teilung scheint nun aber nicht ausnahmslos regulär durchgeführt zu werden. So haben in Fig. 56 die beiden Tochterkerne offenbar sehr ungleiche Chromatinmengen erhalten. In einem vermochte ich mindestens 20 (in zwei aufeinanderfolgenden optischen Ebenen) zu zählen.

Fig. 57*a*. Fig. 57*b*.

Potent. Tabern. × *rubens.* Homöotype Teilungen. Rechts 16 Chromosomen zu zählen. Vergr. 1800.

Die homöotype Mitose folgt wie gewöhnlich der heterotypen, sie sei uns durch Fig. 57*a* und *b* dargestellt. In Fig. 57*b* kann man schön die 16 Chromosomen zählen, während in ersterer einige zu fehlen scheinen und wohl durch das Messer fortgeführt sind. Fig. 58 weist eine Unregelmäßigkeit insofern auf, als ein Dyadenkern noch ganz ungeteilt ist, während der

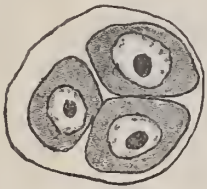
zweite schon die nächste Mitose vollendet hat. Einige sich wie Chromatin färbende Brocken fallen im Plasma auf.

Fig. 59 repräsentiert dann eine reguläre Pollentetrade (die vierte Zelle lag nicht im Schnitt) und Fig. 60 eine solche, bei der eine

Fig. 58.

Potent. Tabern. × *rubens.* Ein Dyadenkern ungeteilt, während der zweite bereits die homöotype Teilung vollendet hat. Vergr. 1800.

Fig. 59.



Potent. Tabern. × *rubens.* Normale Pollentetrade. Vergr. 1800.

Fig. 60.

Potent. Tabern. × *rubens.* Pollentetrade mit einer degenerierten Zelle. Vergr. 1800.

Zelle jetzt schon degeneriert ist und lebhaft Farbstoffe speichert. — In den meisten Bildern waren die Zellen einer Tetrade gleich groß, die Kerne hatten ungefähr einen Durchmesser von 4,8—6 μ. Daneben existieren auch Pollen-»Spezialzellen«, die sich direkt aus dem Dyadenstadium, ohne die homöotype Teilung auszuführen, entwickelt hatten. In einem Falle, der zugleich eine ungleich große Ausbildung dieser beiden aufweist, maßen die Durchmesser 6 : 4,2 μ (zugehöriger Kern 4,8 : 3 μ) und 7,2 : 9,6 μ (zugehöriger Kern 5,4 : 6 μ). Junge Pollenkörner, lebend gemessen, (kurze Zeit nach der Loslösung aus dem Tetradenverbande) wiesen etwa im Durchschnitt die Diameter zwischen 11,5—14,3 μ auf. Daneben waren auch jetzt schon viele klein geblieben 5,8—8,6 μ), denen nur einige sehr wenige ganz große von 20 μ

Fig. 61.

Potent. Tabern. × *rubens.* (Nahezu) reife Pollenkörner lebend gezeichnet. Vergr. 280.

Durchmesser gegenüberstanden. Die entsprechenden Maße bei *P. rubens* waren 10—11,5 μ, die bei *P. Tabernaemontani* 17,2—20 μ, so daß der Bastard noch gut in der Mitte zwischen den beiden Eltern steht.

Fig. 62.

Potent. rubens. (Nahezu) reife Pollenkörner lebend gezeichnet. Vergr. 280.

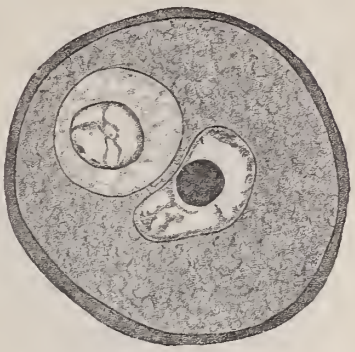
Fig. 63.

Potent. Tabern. (Nahezu) reife Pollenkörner lebend gezeichnet. Vergr. 280.

Die Figg. 61—63 sollen uns Pollenköner vorführen, die lebend gezeichnet wurden. Sie hatten jedenfalls nahezu die »Reife« erreicht, da bereits einzelne auf dem Objektträger auszukeimen vermochten. Genauere Einsicht in ihren Bau konnten natürlich nur Mikrotomschnitte geben. Und in Fig. 64 haben wir dann ein Bild des völlig befruchtungstüchtigen Pollenkornes. Die Zelle maß jetzt 28,8—26,4 μ Diameter. Der große vegetative Kern sowie die von einer Plasmamembran umgebene generative Zelle liegen nebeneinander. Das Plasma ist gleichmäßig dicht mit einer Menge Nährmaterial angefüllt und speichert Hämatoxylin sehr intensiv. Daneben finden sich nun aber auch geschrumpfte Körner in allen Stadien der Degeneration vor. Einmal können sie noch selbst plasmahaltig sein und bleiben nur in ihrer Größe zurück. Die Form kann dabei eigenartig dreifach gebuchtet sein, eine Erscheinung, die im normalen Verlaufe

der Ontogenese immer zum Schluß wieder ausgeglichen ist. Dann sehen wir in unsern Präparaten alle möglichen Bilder, in denen die Protoplasten geschrumpft, die Kerne ganz klein geblieben sind. Weiterhin fallen die vielen größeren oder kleineren mit Osmiumsäure tiefschwarz gefärbten (Öl)-Kugeln auf, was auf eine Entartung des Stoffwechsels (»ölige Degeneration«) zu schließen erlaubt. Endlich sind viele Pollenkörner so gut wie ganz oder auch völlig leer von allem Plasma. Nur ist wieder die Membran überall gut ausgebildet, zuweilen selbst dicker als bei den ganz normalen!

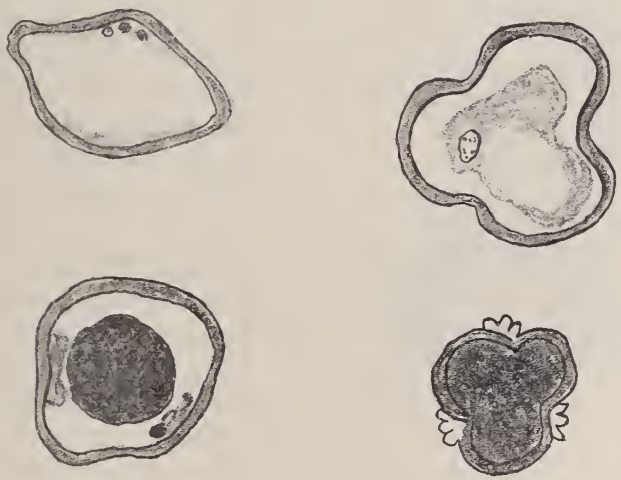
Fig. 64.



Potent. Tabern. × *rubens.* »Volles« erwachsenes Pollenkorn. Vergr. 1720.

Es fragte sich nun, ob auch bei den gänzlich reifen Pollenkörnern die anfangs beobachtete Mittelstellung des Bastards zwischen *P. rubens* und *Tabernaemontani* bestehen bleibt. Einige willkürlich gewählte

Fig. 65.

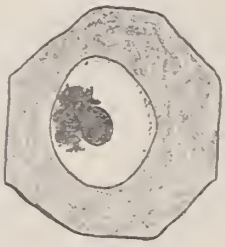


Potent. Tabern. × *rubens.* In verschiedenem Grade degenerierte Pollenkörner. Vergr. 1720.

»große« Körner des Hybriden maßen: 27,6 : 26,4 μ; 32,4 : 26,4 μ; 33,6 : 27,6 μ; 28,8 : 24 μ; 32,4 : 27,6 μ; 33,6 ; 26,4 μ; 28,8 : 25,2 μ; 25,2 : 25,2 μ. Die Pollenkörner von *P. rubens* sind auch jetzt noch

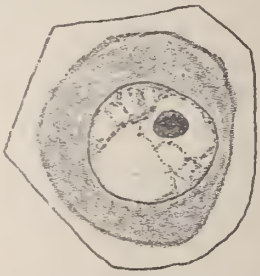
etwas kleiner, wenigstens erreichten sie nicht die größten von *P. Tabernaemontani* × *rubens*: 27,6 : 24 μ; 26,4 : 22,8 μ; 26,4 : 24 μ; 24 : 24 μ; während die größten von *P. Tabernaemontani* annähernd

Fig. 66.



Potent. Tabern. Synapsis. Vergr. 1720.

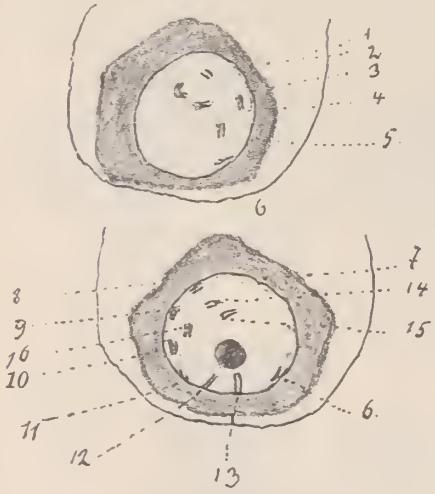
Fig. 67.



Potent. Tabern. Auflockerung der Synapsis. Vergr. 1720.

denen des Bastards sich gleich verhalten: 30 : 30 μ; 31,2 : 30 μ; 34,8 : 32,4 μ; 32,4 : 30 μ usw. Ebenfalls befinden sich bei letzterem Elter eine sehr große Menge taube Körner, wie wir bereits eingangs erwähnten. Nach einigen Stichproben zu urteilen, fielen beim Bastard auf 22 volle 85 taube, 26 volle 120 taube, bei *P. Tabernaemontani* auf 34 volle 90 taube, aber auch z. B. auf etwa 100 volle nur etwa 100 taube. Dagegen konstatiert man bei *P. rubens* auf etwa 100 volle nie mehr als 8—16 taube.

Fig. 68.



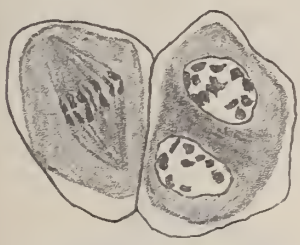
Potent. Tabern. Diakinese. 16 Chromosomenpaare. Vergr. 1720.

Bei *P. Tabernaemontani* habe ich genau wie bei dem Bastarde eine lückenlose Serie von cytologischen Bildern erhalten, die die Entwicklung vom Archespor an vorführen. Sie erwies sich als dem Hybriden völlig identisch. Trotzdem sei es mir erlaubt, noch einige der charakteristischen Stadien abzubilden.

Fig. 66 zeigt uns die Synapsis: die chromatinhaltigen Fäden liegen »typisch« neben dem Nucleolus dicht zusammengerollt. Von

etwaigen Doppelstrukturen läßt sich noch nichts erkennen. Die Auflockerung geht dann meist ganz gleichmäßig vor sich. In Fig. 67 haben wir allerdings ein Bild zur Darstellung gebracht, bei dem man evtl. zwei etwas voneinander getrennte Gruppen von Fäden sehen könnte, doch lehrten mich die Nachbarzellen, daß dies keineswegs prinzipielle Bedeutung hat, und ich bringe die Figur nur deshalb,

Fig. 69.



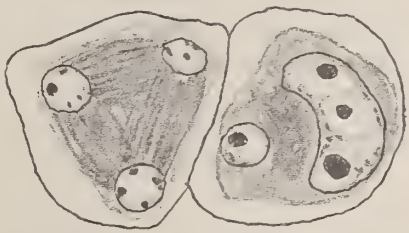
Potent. Tabern. Heterotype Spindel und Interkinese. Vergr. 1720.

Fig. 70.

Potent. Tabern. Rechts normale Dyadenkerne, links ein überzähliger Nucleus und ein »versprengtes Chromosom«. Vergr 1720.

damit man bei Bastarden nicht etwa bei gleichem Bilde auf ein getrenntes »♂ und ♀ Chromatin« schließen dürfte. Die dicken Fasern in Fig. 67 scheinen schon bivalent zu sein oder wenigstens auf dem Wege dazu. In Fig. 68 haben wir wieder die Diakinese mit 16 Chromosomenpaaren, in Fig. 69 zwei nebeneinanderliegende Zellen in heterotyper Metaphase und Interkinese (die Chromosomen sehen hier ungewöhnlich groß aus). Die Teilung geht aber nicht immer so regelmäßig vor sich, denn es können unter Umständen nicht alle Chromosomen in die Dyadenkerne einbezogen werden. So bilden sich »überzählige« Kerne, oder es finden sich »versprengte« Chromosomen (Fig. 70) ein. Schließlich, in Fig. 71, hat von den beiden abgebildeten Zellen die eine die typische Tetradenteilung vollendet, und nur eine Wandbildung fehlt noch, während bei der zweiten Zelle der eine Dyadenkern sich allein weiter entwickelt hat (einer der beiden Nuclei liegt nicht in der gezeichneten Ebene). Ich glaube, daß der zweite, eigenartig-langgezogene, aus der heterotypen Mitose

Fig. 71.



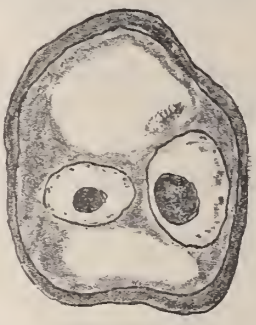
Potent. Tabern. Tetradenteilung vollendet. Vergr. 1720.

hervorgegangene Kern überhaupt eine Teilung unterläßt, da das Chromatin bereits völlig im Ruhezustand ist, die typischen Interkinese-Chromosomen ganz alveolisiert sind. — Die jungen Pollenkörner sehen mit geringen Ausnahmen wie beim Bastard äußerlich noch alle normal aus. Bei den alten dagegen ist nur ein Teil, wie wir schon oben erwähnten, mit Plasma angefüllt, das Hämatoxylin dann sehr intensiv speichert (Fig. 72). In der nächsten Abbildung, die uns eine Teilung in einen vegetativen und einen generativen Kern vorführt (eine distinkte generative Zelle konnte ich an diesem Beispiel gerade nicht entdecken), sehen wir schon zwei große Vacuolen. Und in Fig. 74 liegen dann wieder total untaugliche Pollenkörner

Fig. 72.

Potent. Tabern. Volles Pollenkorn. Vergr. 1720.

Fig. 73.



Potent. Tabern. Volles Pollenkorn mit Vacuolen. Vergr. 1720.

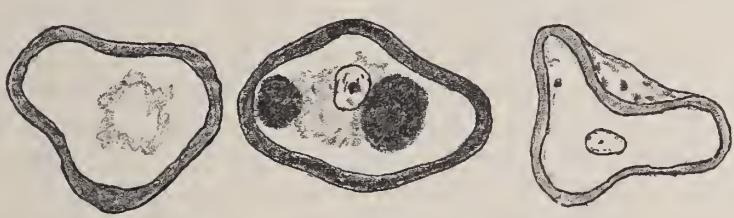
vor. In einem fallen die großen, mit Osmiumsäure schwarz gefärbten Ölkugeln auf, während Kern und Plasma geschrumpft sind; in den beiden andern ist die Degeneration noch weiter gegangen, die Wand ist überall ganz normal verdickt, zeigte aber nirgends ein solch kolossales nachträgliches Wachstum wie bei *Mirabilis*.

Damit dürfte bewiesen sein, daß irgend ein prinzipieller Unterschied sich zwischen der Taubheit des Hybriden und der von *P. Tabernaemontani* nicht vorfindet. —

Mir fiel jetzt die weitere Aufgabe zu, zu untersuchen, ob es möglich sein würde, den Bastard total steril zu machen und auch bei dem Elter, der fast nur gute Pollenkörner besitzt, bei *P. rubens*, eine wenigstens teilweise Taubheit der Pollenkörner durch Veränderung der Kulturbedingungen hervorzurufen. Da nun die Potentillen an sehr sonnigen, trockenen Stellen vorkommen, lag es nahe, sie zu dem genannten Zwecke unter besonders feuchten Lebensverhältnissen wachsen

zu lassen. Ich tat dies im Frühjahr 1906, zu einer Zeit, als die Archesporzellen bereits vorhanden waren, kurz vor dem Beginn der Teilungen, indem ich einzelne Töpfe mit den Pflanzen in ein Warmhaus von 19—22° C täglicher Durchschnittstemperatur verbrachte, die nur in der Nacht auf 16° C sinken konnte. An einer Stelle war die Luft die ganze Zeit über nahezu wasserdampfgesättigt (in einem kleinen Glasverschlag unsres Warmhauses), an einer andern erreichte während gewisser Stunden des Tages die Luftfeuchtigkeit durch Zutritt der direkten Sonnenstrahlen nur eine mäßige Höhe. An beiden Plätzen gingen die Tetradenteilungen indes ganz normal vor sich, und es konnte sich infolgedessen nur darum handeln, eventuell auf die Befruchtung oder die Entwicklung des jungen Embryo so einzuwirken, daß schließlich tatsächliche »Sterilität« resultierte.

Fig. 74.



Potent. Tabern. Taube Pollenkörner. Vergr. 1720.

Trotzdem es bekannt ist, daß bei mangelnder Insektenbestäubung die Einzelblüte von *Potentilla* sich durch Autogamie befruchten kann (s. z. B. Schulz 45), nahm ich noch an einer großen Reihe von Blüten künstliche Bestäubung vor, um den möglichen Einwand auszuschließen, daß die Unfruchtbarkeit durch Bestäubungsmangel hätte erzielt sein können.

Die Pflanzen waren während Mitte und Ende des März ins Warmhaus gebracht, am 20. April zeigte sich bereits bei den in starker Feuchtigkeit gewachsenen ein auffallender Unterschied gegenüber den im Freien stehenden. Wie sich erwarten ließ, war jedes Individuum in seinen vegetativen Organen viel üppiger geworden, die Behaarung zurückgetreten und das Blatt größer und dünner als bei der Norm. Dabei hatte *P. Tabernaemontani* trotz des unnormalen Standortes im ganzen gut angesetzt, der Bastard leidlich gut, und nur der zweite Elter, *P. rubens*, erschien »steril«. Rein äußerlich betrachtet, zeigte sich hier kaum ein einziges Teilfrüchtchen angeschwollen. — An dem Platze mit der zeitweise weniger wasserdampfgesättigten

Atmosphäre war die Alterierung der Pflanzen eine viel geringere. *P. Tabernaemontani* hatte hier genau so gut wie im Freien angesetzt, auch *P. Tabern.* × *rubens* ziemlich gut; *P. rubens* war wieder am meisten angegriffen, doch fand sich immerhin eine kleine Reihe von anscheinend guten — wenn auch noch unreifen — Früchten vor.

Ein eigenartiger Zufall will es also, daß *P. rubens*, dessen Pollen der beste von den dreien ist, am wenigsten widerstandsfähig gegen Verbringung unter feuchte Kulturbedingungen ist.

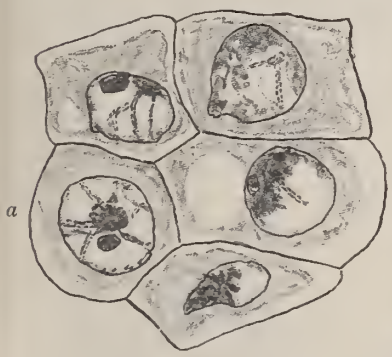
Mikroskopische Untersuchung zeigte mir, daß fast ausnahmslos, also auch bei dem steril aussehenden *P. rubens* und dem Bastard, die Befruchtung gelungen war. Nur war hier der Embryo sehr klein geblieben und begann in einigen Fällen bereits abzusterben. Diese Nichtweiterentwicklung kann zwei Gründe haben. Einmal wird offenbar eine große Menge von Wasser und Nährstoffen, die sonst dem Embryo zugute kommen, für die viel üppigere Ausbildung der vegetativen Teile der Pflanze verbraucht, dann aber tritt jedenfalls hinzu, daß in einer Reihe von Fällen die blütentragenden Stiele an der Basis zu faulen begannen (sie waren dem viel mehr ausgesetzt als die Blattstiele) und demnach bei der dadurch verursachten teilweisen Zerstörung der Wasser zuleitenden Gefäße ein einfaches Vertrocknen bei Fruchtstiel, junger Frucht und Keimling einsetzen mußte.

Eine zweite Reihe von Versuchen begann ich während des Winters 1906/07. Ich verbrachte zunächst Mitte November von allen dreien Stöcke in völlige Dunkelheit (in eine geschlossene Kiste[1]) und gleichzeitig, da die Stöcke im Warmhause standen, unter viel wärmere und feuchtere Bedingungen als gewöhnlich. Es zeigte sich, daß, übereinstimmend mit sonstigen Erfahrungen, neue Blütenknospen während der Verdunkelung nicht angelegt wurden, daß dagegen die alten austrieben. Zur Zeit der Versuchsansetzung waren sie dabei erst von ganz minimaler Größe, Archesporzellen sicher noch nicht differenziert, und trotzdem hatten sich schon im Dezember eine sehr große Menge von kleistogamen Blüten ausgebildet. Wie ich nun bereits bei Untersuchung der Pollenkörner im Leben sah, war es gelungen, jetzt auch einen großen Teil des Pollens von *P. rubens* taub zu machen; der Bastard hatte noch mehr gelitten, und war, wie mir auch ein Versuch, den ich Mitte Januar ansetzte, bewies, in nahezu allen Pollenkörnern total steril geworden. Es gelang mir jedenfalls bei manchen Blüten

[1] Da diese zeitweise gelüftet wurde, konnten während einiger Minuten jedes Mal Lichtstrahlen zu der Pflanze dringen. Doch genügten diese in keiner Weise, um das Etiolement irgendwie zu beeinflussen.

nicht mehr, auch nur ein einziges Pollenkorn künstlich zum Austreiben zu bringen. Die cytologische Untersuchung lehrte mich für *P. rubens* wie für den Bastard folgendes kennen: die Archesporzellen, die Synapsis und die unmittelbar darauf folgenden Stadien erschienen noch ganz normal. In einigen Zellen waren z. B. die »Doppelfäden« ganz ausgezeichnet zu erblicken, wie Fig. 75 für *P. rubens* erkennen läßt. Die Kerne des Archespors maßen beim Bastard, willkürlich herausgegriffen, 7,2 : 7,2 μ, 8,4 : 8,4 μ, 6 : 8,4 μ im Durchmesser, waren also kaum größer als die oben für die unter normalen Verhältnissen gewachsene Pflanze gegebenen. Die Zellen sind da-

Fig. 75.



Potent. rubens. Étioliert. Archesporzellen; links (bei *a*) gute Doppelstrukturen, rechts Synapsis. Vergr. 1576.

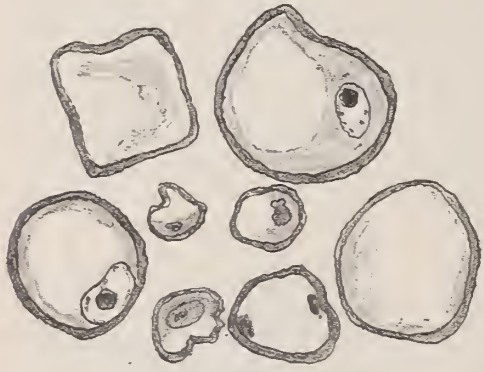
Fig. 76.

Potent. Tabern. × *rubens.* Étioliert. Archesporzellen. Vergr. 1720.

gegen schon etwas größer als vorhin: 18 : 13,2 μ und mehr im Diameter, vor allem aber viel weniger plasmareich. Die großen Vacuolen und der dünne Wandbeleg unterscheiden die in Fig. 76 abgebildeten Zellen deutlich von den normalen (Fig. 47 ff.). Für die Teilungsstadien habe ich leider keine guten Bilder bekommen, so daß ich sie in einer Zeichnung nicht wiedergeben könnte. Sie sind selbst bei normal gewachsenen Pflanzen so diffizil zu fixieren, daß es nicht Wunder nimmt, wenn der Widerstand der feineren Strukturen gegen die eindringenden Fixierungsmittel hier noch erheblich geringer geworden ist. Immerhin kann ich sagen, daß sowohl sehr wenig Plasma in der Zelle als auch Chromatin in den Kernen vorhanden sein muß, wie ich aus dem überaus geringen Färbevermögen der letzteren entnehme, und daß drittens keine versprengten Chromosomen sich fanden.

Einigemale sah ich, daß die beiden Dyadenkerne nebeneinanderlagen und anscheinend ordentliche Spindelfasern nicht ausgebildet waren. Die Tetradenteilung gelingt dabei wieder fast immer, und ihre Abkömmlinge, die jungen Pollenkörner, sind zunächst in ihrer Form auch ganz wie die bei den normal gewachsenen Individuen. Fig. 77 zeigt uns z. B. ein Bild von jungen Pollenkörnern der *P. rubens*, die einen ganz ähnlichen Eindruck machen wie die normalen bei der Hybride. Die Wandverdickung ist wohl wieder nirgends unterblieben.

Fig. 77.



Potent. rubens. Étioliert. Junge Pollenkörner. Vergr. 1576.

Auf Fig. 78 sehen wir dann, daß eine Anzahl von Körnern sich noch zu typischen zu entwickeln vermocht hat. Sogar die Teilung des Kernes und die Abgrenzung einer generativen Zelle durch ein besonderes Plasmoderma können wir beobachten. Das Plasma kann entweder das Pollenkorn ganz ausfüllen oder auch nur ein schaumiges Maschenwerk bilden.

Fig. 78.

Potent. rubens. Étioliert. Alte Pollenkörner. Vergr. 1576.

Sind schon bei demjenigen Elter, der für gewöhnlich nur »gute« Pollenkörner hervorbringt, durch den Kultureinfluß schwere Störungen eingetreten, so ist dies bei dem Bastard noch weit mehr der Fall. In einigen Antheren schien alles taub geworden zu sein. Fig. 79 sei noch besonders hervorgehoben, weil hier wieder wie bei *Mirabilis* die

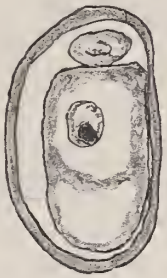
Wand sehr viel mehr als der Plasmaschlauch gewachsen ist, und Fig. 80 zeigt, daß zwei Pollenkörner von einer gemeinsamen Membran

Fig. 79.

Potent. Tabern. × *rubens.* Étioliert. Taubes Pollenkorn, dessen Wand besonders gewachsen ist. Vergr. 1576.

Fig. 81*a*.

Fig. 80.



Potent. Tabern. × *rubens.* Zwei ungleich große Pollenkörner von einer gemeinsamen Membran umschlossen. Vergr. 1720.

Fig. 81*b*.

Potent. Tabern. × *rubens.* Étioliert. Monströs große Pollenkörner. *a* Vergr. 1576, *b* 1720.

umgeben sind (die Zelle lag unter andern, die alle noch weit von einer etwaigen Teilung in eine generative und vegetative Zelle entfernt waren, so daß man nicht etwa die kleine Zelle in der Figur

als generativ auffassen darf). Es fällt auf, wie die Größenverhältnisse der Kerne zu der der Zellen nicht ganz im gleichen Verhältnis stehen.

Das Allermerkwürdigste in den Antheren der étiolierten Bastardblüten sind aber ohne Zweifel einige besonders große, dicht mit Plasma erfüllte Körner, die zwischen den tauben liegen und die die Maximalgröße der normalen zuweilen weit übertreffen (Fig. 81). So maßen einige 42 : 26,4 μ, 51,6 : 20,4 μ, 45,6 : 30 μ, 40,8 : 18 μ, 45,7 : 25,2 μ. Aber in keinem dieser monströsen Körner sah ich mehr eine reguläre Trennung des Kernes in einen vegetativen und einen generativen. Ob sie ganz allgemein unterblieben war, läßt sich wegen des dichten Plasmagehaltes, der intensiv Hämatoxylin speichert, schwer entscheiden. Eine Vergrößerung des Nucleus im Verhältnis zu der der Zelle ließ sich auch nicht wahrnehmen; die Kernplasmarelation war somit hier weitgehend gestört. Eine künstliche Auskeimung gelang nie mehr.

Fig. 81 *c*.

Potent. Tabern. × *rubens*. Étioliert. Monströs große Pollenkörner. Vergr. 1720.

Ungewöhnlich große Pollenkörner bei Bastarden sind, soweit ich sehe, zuerst von Wichura (57) näher beschrieben worden. Er erwähnt nämlich bei seinen Weidenhybriden S. 33, daß zuweilen gefunden wurden »unförmliche, aus zwei, drei, vier oder noch mehr verwachsenen Körnern bestehende Körper, bald heller, bald von dunkelschmutzig-gelbem Aussehen, die dann eine große Menge Öl enthalten,« und weiterhin »Körner, die ungefähr um das Doppelte größer sind als die gewöhnlichen Pollenkörner, dunkel-schmutzig-gelb, etwas undurchsichtig«. Mit diesen dürften sich die bei *Potentilla* gefundenen am ersten vergleichen lassen.

Weiter finde ich eine Notiz bei Charles Darwin (12, S. 191), der gewisse abnorme Fälle von *Primula sinensis* beschreibt, in denen

statt Heterostylie Gleichgriffligkeit eingetreten war und Stamina und Narben somit auf gleicher Höhe standen. Einige solche von der Norm abweichende untersuchte Darwin auf den Pollen. Er sah, daß außer einer Reihe von normalen Körnern genau wie bei Bastarden viele geschrumpft waren, daneben aber einige selbst über das gewöhnliche Größenmaß reichten, und fährt dann fort: »Es ist wahrscheinlich, daß die bedeutende Größe dieser Körner die Folge von Monstrosität war, denn Max Wichura hat bei gewissen Bastarden Pollenkörner monströser Größe gefunden.«

Endlich sind hier noch Angaben von Nemec (36, 37) über abnorm große Pollenkörner anzuführen, die in den petaloiden Antheren von Hyazinthus einmal gesehen wurden. Sie waren reich mit Stärke vollgepfropft und bekamen durch wiederholte Mitosen mehrere Kerne, deren Anordnung einige Male genau wie in einem Embryosack war. Hier bestand kein Zweifel, daß sie als ♀ Sporen aufgefaßt werden mußten, die mit den ♂ (Micro-)Sporen selbst aus der gleichen Tetrade entstehen konnten.

Gemeinsam ist für die Bildung aller dieser abnorm großen Körner offenbar nicht der Bastardeinfluß, sondern die Tatsache, daß die normale Entwicklungsrichtung durch äußere oder innere Einwirkungen so stark »abgelenkt« wird, daß sie in eine »andre Bahn« kommt, und der Hybridismus wäre dann eben nur eins der Mittel zu derartigen Umgestaltungen. —

Ich habe schließlich noch Mitte März 1907 bei *P. rubens* × *Tabernaemontani* einige Exemplare im Freien verdunkelt; bei dem heurigen späten Frühjahr waren die Blütenknospen erst winzig klein entwickelt. Trotzdem sahen im April in den kleistogam gebliebenen Blüten die Stamina äußerlich ganz normal aus. Cytologische Untersuchung lehrte mich kennen, daß indes selbst bei *P. rubens* eine ganze Anzahl tauber oder in Degeneration begriffener Körner vorhanden waren.

Der Einfluß der Verdunkelung auf die Ausbildung der Geschlechtsorgane scheint zuerst von Amelung (1) untersucht zu sein, wenn wir die mehr vorläufigen, zur Orientierung geeigneten Beobachtungen von Sachs (41)[1]) aus dem Jahre 1864 hier nicht näher heran-

[1]) Sachs, S. 254. Bei *Cucurbita Pepo* waren die ganz im dunkeln gewachsenen Pollenkörner »meist viel kleiner als bei den am Licht entwickelten Blüten, nur wenige hatten die normale runde Form, die meisten waren ganz abnorm geformt, zum Teil polyedrisch, selbst wurstförmig; die Stacheln auf der Exine waren plump, zum Teil verbogen, die Porendeckel nur an wenigen Pollenkörnern ausgebildet«. Siehe auch die folgenden Seiten.

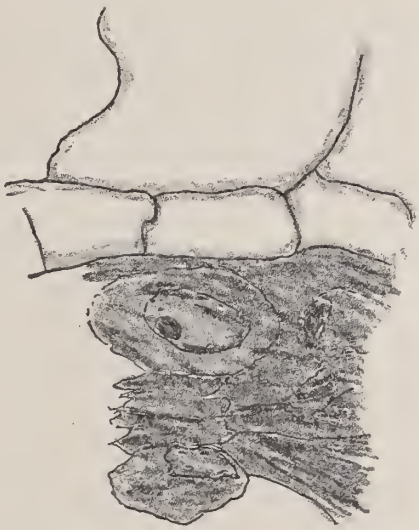
ziehen. Amelung resumiert für *Cucurbita maxima*, daß bei den durch das Etiolement mißgestalteten Pollenkörnern zwar Exine und Intine gut entwickelt schienen, daß aber die beiden Kerne entweder ganz verschwunden waren oder nur einer existierte. Wir haben dazu ja in gewisser Weise ein Analogon in unsrem »monströsen« Bastardpollen kennen gelernt. — Vöchting (55) betont dann wieder, daß durch Lichtentzug (S. 186) »die eigentlichen Geschlechtsorgane . . sich dabei aber weniger vom Licht abhängig als die Krone« erwiesen. Und er erwähnt jedesmal einzeln, z. B. bei *Mimulus Tillingii* (S. 165), *Linaria spuria* (S. 170), *Tropaeolum maius* (S. 177), daß die Pollenkörner ein anscheinend normales Aussehen haben. Allerdings hat Vöchting bei seinen Versuchen niemals das Licht ganz ausgeschlossen. — Schließlich sei hier darauf hingewiesen, daß in jüngster Zeit Klebs (30) bei *Sempervivum* durch Verletzung der Pflanze und Dunkelheit in Verbindung mit Temperaturveränderung (s. S. 186 ff. und die Zusammenfassung S. 278—290) und Correns (11) bei *Satureja* durch Verdunkelung Antherenkontabeszenz erreicht haben, doch werden von den beiden Autoren keine Angaben über cytologische Daten gemacht.

Kehren wir nun wieder zu unsren Potentillen zurück. Es bleibt mir nämlich noch übrig, was von besonderem Interesse mit Rücksicht auf die verwandte apogame *Alchimilla* ist, hier hervorzuheben, daß die »mutationsverdächtige« *P. Tabernaemontani* unter gewissen Umständen auch in der Natur solche kontabeszente Antheren erhalten kann. Ich entdeckte dies zum ersten Male im letzten Frühjahr zufällig, als ich die allerersten Blüten, die überhaupt aufgeblüht waren, ins Auge faßte. Zu meinem großen Verwundern waren hier nämlich eine große Anzahl von Antheren, ja in einigen Blüten sogar alle — ganz unvollständig entwickelt, oft selbst nur als Höcker angelegt. Von 15 beliebig herausgegriffenen hatten z. B. nur neun völlig normale, während sie bei vier sämtlich schlecht, bei zwei teilweise verkümmert waren. In den schlechtesten, die noch Staubbeutel besaßen, waren diese 0,418 mm lang, 0,2 mm breit; die zu gleicher Zeit entwickelten größten maßen hingegen eine Länge von 0,75 mm und Breite von 0,67 mm. Natürlich fanden sich dazwischen alle Übergänge. Schnitte durch derartige kontabeszente Antheren zeigten mir ein zusammengeschrumpftes Archespor (Fig. 82). Ein Ansatz zu Teilungen schien nirgends gemacht zu sein, gute Differenzierung des Inhalts durch Färbung gelang nicht mehr. Ja selbst eine Absonderung des Tapetums schien nicht überall mehr stattgefunden zu haben (s. Figur). Es würden sich jedenfalls bei längerem Suchen auch noch Stadien

gefunden haben, bei denen die Verkümmerung des sporogenen Gewebes erst etwas später eingesetzt hatte.

Wie ich von Herrn Kollegen Schulz-Halle brieflich erfuhr, hat auch er schon bei *P. Tabernaemontani* an eben den ersten in der Saison aufbrechenden Blüten eine schwache Gyno-Monöcie oder -Diöcie beobachtet (s. auch Schulz 45, S. 187—188 für andre Potentillen). Wir werden aber hierauf wie auf die sehr interessanten Beobachtungen von Correns (11) über *Satureja* erst in dem zweiten Teil unsrer Arbeit einzugehen haben und dort auch erst die Resultate von Familler (14), Balls (3) u. a. für normal verkümmernde Sexualorgane mit unsren bei *Potentilla* gewonnenen vergleichen. — Unser Résumé für diese Pflanzen muß also lauten, daß die Taubheit der Körner normal sowohl beim Bastard als auch bei einem Elter bis zu ziemlich hohem Prozentsatz vorhanden ist, der sich durch entsprechende Kulturveränderungen selbst bis zu absoluter Sterilität steigern läßt, welche bei *P. Tabernaemontani* sich zuweilen ebenso in der Natur findet; ja sogar die nur gesunde Körner führende *P. rubens* erhält durch künstliche Eingriffe eine Menge verkümmerter Körner. Das Taubwerden hat in keinem Falle etwas mit der Reduktionsteilung zu tun.

Fig. 82.



Potent. Tabern. Kontabeszente Antheren. Archespor verschrumpft. Vergr. 1720.

4. Syringa.

Die Beispiele von Bastarden, die wir soeben behandelt haben, weisen im Anschluß an frühere Untersuchungen einen äußerlich wenigstens annähernd normalen Verlauf der Tetradenteilung auf; wir erinnern uns aber vielleicht daran, daß wir selbst (52) an einer sterilen *Bryonia*-Hybride, und noch viel weitergehend andre Autoren (51), Unregelmäßigkeiten bei der Pollenbildung von Bastarden beschrieben haben. Vor allem wären da Juels (28) Angaben für *Syringa chinensis*

Willd[1]) (*S. vulgaris* L. × *persica* L.) zu nennen. Ich entschloß mich zu einer Nachuntersuchung dieses Bastards, nicht etwa weil ich den Daten des schwedischen Cytologen mißtraute, sondern weil auf manche der Bilder Juels hin von andern Autoren ziemlich weitgehende Spekulationen aufgebaut sind, die aus dem Grunde vielleicht schon einer Berechtigung entbehren, weil die Abnormitäten nur individuelle Eigentümlichkeiten der von Juel studierten Pflanze hätten sein können. Focke (19, S. 255) betont nämlich besonders, daß von gärtnerischer Seite mehrere Sorten unsres Bastards unterschieden werden. Nach Alexander Braun (7, Sp. 664) ist die genannte Hybride zu Rouen im Jahre 1777 entstanden und seitdem durch vegetative Vermehrung allein fortgepflanzt worden, da sie sich bis jetzt als völlig steril erwiesen hat. Während die gewöhnliche Form in ihren vegetativen Teilen eine Mittelstellung zwischen den beiden Eltern einnimmt, gleichen die Blüten ganz der *S. persica* (hierauf macht schon Al. Braun aufmerksam), und wir hätten hier ein Beispiel, wo schon bei Eintritt der Blütenbildung und nicht erst infolge der Reduktionsteilung der Einfluß des einen Elters für unser Auge ganz ausgeschaltet zu sein scheint und der zweite allein dominiert. Diese prinzipiell wichtige Tatsache wird dadurch gleich wieder etwas eingeschränkt, daß, wie auch Dippel (13, S. 114) betont, doch auch die Form der Blätter mehr von *S. persica* (»am Grunde verschmälert«) als von *S. vulgaris* (»am Grunde herzförmig«) an sich hat. Immerhin zeigt sich hier wenigstens noch der Einfluß beider Eltern, während wie gesagt in den Blüten nichts mehr von dem einen zu verspüren ist.

Al. Braun hat nun aber noch eine hochinteressante Modifikation des Bastards gesehen, die ich mir leider nicht beschaffen konnte und die er *S. correlata* nannte. Diese Abart entspricht in den vegetativen Teilen völlig der *S. chinensis*, schlägt aber in den Blüten dann nicht nach der reinen *S. persica*, sondern nach der reinen *S. vulgaris* um! Nur unterscheidet sie sich von diesem fertilen Elter dadurch, daß sie auch steril ist, was ja übrigens für den andern Elter, *S. persica*, ebenfalls zutrifft. Ja, einige Blüten hatten an den Braunschen Pflanzen

[1]) Ich kann mich nicht entschließen, den Namen *Syr. rothomagensis*, wie Juel, anzunehmen, da im Kew-Index ausdrücklich ersterer als der geltende bezeichnet ist, und da auch Herr C. K. Schneider, der bekannte Dendrologe, mir auf eine diesbezügliche Anfrage mitteilte, daß nach den »Wiener Regeln« der Name *S. rothomagensis* zu verwerfen und *S. chinensis* anzunehmen sei, »so verkehrt er ist«.

zwei »*correlata*«- und zwei »*chinensis*«-Abschnitte, also eine Halbierung, wie wir sie eigentlich doch nur von dem als vermutlichen Propfhybriden eine Sonderstellung einnehmenden *Cytisus Adami* her kennen. Da man immer wieder versucht, letztere Pflanze in einen prinzipiellen Gegensatz zu den auf sexuellem Wege gewonnenen zu bringen, ist das Hervorheben dieser ziemlich vergessenen Tatsache wohl nicht ohne Interesse, zumal niemand daran denken wird, auch unsre Syringen für Propfbastarde zu halten.

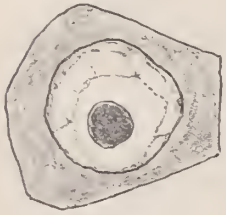
Gehen wir nun dazu über, kurz zusammenzustellen, was der Uppsalenser Forscher über die Pollenbildung bei *S. chinensis* sagt.

Zunächst können schon die Pollenmutterzellen absterben, ehe sie weitere Teilungen beginnen, doch ist dies nur bei wenigen der Fall, und die meisten treten in Weiterentwicklung ein. Abnorm ist auch gleich, daß der Kern »hie und da« während des Spiremstadiums eine Durchschnürung vornahm. Bei den heterotypen Mitosen wurden im allgemeinen mehr Unregelmäßigkeiten als bei den homöotypen gesehen, so wieder Durchschnürung der Kerne (was Verfasser wohl mit Recht als eine Art »Vegetativwerden« im Sinne einer Analogie mit den sterilen Tapetenzellen auffaßt), eine ungleiche Chromosomen-Verteilung, eine abnorme, ja selbst gar keine achromatische Spindelfigur, schließlich Versprengung von Chromosomen im Plasma außerhalb der Spindel. Immerhin weichen nicht alle Kerne in einer oder der andern Beziehung von der Norm ab. An den Tetraden beobachtete Juel endlich einige überzählige Pollenkörner oder auch nur zu viele Nuclei in einem Pollenkorn. Außerdem glaubt Juel, zwei theoretisch sehr wichtige Annahmen machen zu dürfen, die er mit aller Reserve ausspricht. Einmal scheint ihm die Diakinese in der Mehrzahl der Fälle keine typische zu sein, und zweitens meint er, daß eine »Entmischung« der ♂ und ♀ Kernsubstanz in den einzelnen Zellen vorgenommen werde. Was den ersteren Punkt anlangt, so sollen in den betreffenden Fällen Spaltungen der »dicken« Chromosomen, die wir jetzt als bivalente auffassen, nicht existieren und diese unverändert in die Tochterkerne übergeführt werden. Infolgedessen sähen sie während der Interkinese denen in der Diakinese ganz gleich. Er sagt sogar direkt (S. 648): »Ich vermute daher, daß die Chromosomen nicht einen solchen Bau besitzen, der zu einer heterotypen Kernteilung paßt, daß also das Prophasenstadium, in welchem sich der Kern befindet, keine rechte oder normale Diakinese ist.« Ebenso seien zum zweiten Punkt die eignen Worte Juels angeführt, weil sie in ihrer Zurückhaltung in einem sehr

wohltuenden Gegensatz zu denen mancher späterer Autoren stehen, die sie citieren:

»Auch für das Auftreten von Chromatinkörpern außerhalb des Kernes habe ich einen Erklärungsversuch. Ich will im voraus hervorheben, daß ich denselben für sehr gewagt halte, aber ich werde ihn doch mitteilen, weil ich voraussehe, daß derselbe ohnehin sich dem Leser aufdrängen wird. Es sieht nämlich so aus, als ob hier eine Entmischung der hybriden und also gemischten Kernsubstanz sich vollziehe. Im Kern der Pollenmutterzelle sind die Chromatinsubstanzen zweier Pflanzenarten zugleich vorhanden, die eine wird nun aus dem Kerne entfernt, die andre bleibt im Kerne, der also nachher nicht mehr hybrider Natur ist, sondern der einen der beiden elterlichen Arten gehört« . . . Und etwas weiter (S. 649) heißt es, »daß die von mir eben angedeutete Erklärung von dem eigentümlichen extra-nucleären Auftreten des Chromatins vorläufig mit großer Vorsicht aufzunehmen« sei.

Fig. 83.



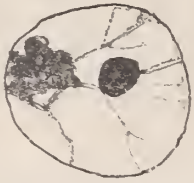
Syringa chinensis. Archesporzelle. Vergr. 1720.

Wenden wir uns jetzt unsren eignen Untersuchungen zu. In Fig. 83 sei eine normale Archesporzelle vorgeführt. Ihr Bau ist der

Fig. 84.

Syringa chinensis. Beginn der »Doppelfäden«. Vergr. 1720.

Fig. 85



Syringa chinensis. Beginn der Synapsis. Vergr. 1720.

Fig. 86*a*.

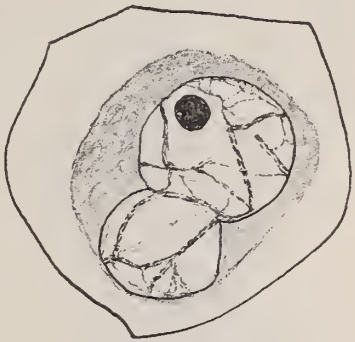
Fig. 86*b*.

Syringa chinensis. Synapsis. Vergr. 1720.

gewöhnliche wabige, das Chromatin in feinst verteilter Form den lininhaltigen Wänden eingefügt, in der Mitte liegt ein Nucleolus von normaler Größe. Der gewählte Kern maß 10,8 : 10,8 μ im Durchmesser, andre auf dem gleichen Stadium waren eher noch kleiner: 9,6 : 7,8 μ; 9,6 : 7,4 μ usw. Man sieht dann, wie, ohne daß ein stärkeres Wachstum des Kernes stattfände (Fig. 84), sich die ersten Doppelfäden bemerkbar machen, die aber durchaus nicht überall zu finden sind. Fig. 85 weist den Anfang der Synapsis auf (der Kern maß nun schon 12,6 : 14,4 μ), die in Fig. 86 *a* und *b* vollendet ist.

Ich möchte nur nebenbei ganz ausdrücklich bemerken, daß sich in meinen Präparaten innerhalb einer Anthere ein ganz allmähliches Fortschreiten nach einer bestimmten Richtung von Fig. 84 zu 86 bemerkbar machte und daß solche Bilder die immer wieder auftretenden Bedenken, ob die Synapsis vielleicht doch am Ende eine »Kunststruktur« sei, hervorgerufen durch schlechte Fixierung, wohl sehr stark zu entkräften vermögen.

Fig. 87.



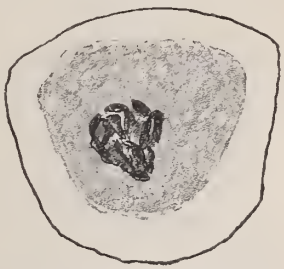
Syringa chinensis. Durchschnürung des Archesporzellkernes. Vergr. 1720.

Soweit wäre alles noch unzweifelhaft normal. In einigen ganz wenigen Zellen sah ich nun auch Verkümmerung, wie Juel (Fig. 8, 9) sie beschreibt, und eine Durchschnürung der Kerne (Fig. 87): das gewählte Beispiel läßt die fast überall verlaufenden Doppelfäden außerordentlich klar erkennen. Für die weitaus größte Mehrzahl indes gelten diese Bilder nicht. Es kommt zur Diakinese, die mir nur im Gegensatz zu Juel fast überall normal auszusehen scheint. Die Doppelstäbchen sind gut zu erkennen, meist liegen sie ⁞, nur

Fig. 88.

Syringa chinensis. Diakinese (in zwei aufeinanderfolgenden optischen Ebenen). Vergr. 1720.

Fig. 89.



Syringa chinensis. Asterstadium der heterotypen Spindel, von einem Pole aus gesehen. Vergr. 1720.

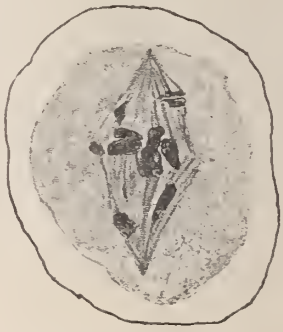
selten ⁞ oder in noch andrer Stellung. Einige wenige Chromosomen schienen auch zuweilen »ungebunden« zu liegen, nach ihrer wenig geringen Dicke zu schließen. Ich habe in keinem einzigen Falle mit Sicherheit über die Zahl der Chromosomen ins Reine kommen können, genau wie Juel, und ich kann nur sagen, daß die reduzierte

Zahl wohl zwischen 14 und 20 liegen wird. Auch in der gezeichneten, scheinbar ganz klaren Fig. 88 ging es nicht, denn an einem Teile der Peripherie lagen einige chromatinhaltige Bestandteile, die ich absolut nicht entwirren konnte. In andern Bildern war das nur noch ärger. Das auf die Diakinese folgende Asterstadium, das, vom Pole aus betrachtet, für gewöhnlich zur Entscheidung der Frage günstig ist, kam erheblich weniger für uns in Betracht, da die Chromosomen hier häufig mit den Enden so dicht zusammenhafteten, daß man nicht entscheiden konnte, wo das eine aufhörte und das andre begann.

Fig. 90 ist dann ein typisches Bild der heterotypen Spindel[1],

Fig. 90.

Fig. 91.



Syringa chinensis. Heterotype Spindeln. Chromosomenverteilung ungleichmäßig. Vergr. 1720.

wie es auch Juel gibt: es ist charakteristisch, daß die Chromosomen sehr ungleich den beiden Polen zustreben, die übrigens hier häufig unmittelbar in dem Plasmoderma liegen [s. Körnicke (31)], so

[1]) Die eigentlichen Teilungsstadien waren bei gewöhnlicher Behandlung der Mikrotomschnitte absolut unklar zu sehen. Es kommt dies daher, daß eine dichte Schleimschicht den Zellinhalt umhüllte, die durch die Fixierungsmittel undurchsichtig geworden war. Von der Annahme ausgehend, daß es sich wieder um einen Calloseschleim handele, tat ich die Präparate für eine kurze Zeit in schwachprozentige Na_2CO_3- oder NaOH-Lösung und kontrollierte unter dem Mikroskop. Dies Verfahren gab mir ausgezeichnete Resultate: die Bilder wurden völlig klar. Freilich büßte ich meist dabei eine Anzahl Schnitte ein, da auch das diese aufklebende Eiweißglycerin sich löste und so eine Reihe von Schnitten abfiel. Doch war dies ein ziemlich geringer Übelstand im Vergleich zu dem gewonnenen Vorteil. — Ferner soll hier noch bemerkt werden, daß in den nun folgenden Bildern die Umrißlinien der Zelle ganz illusorisch sind, da die Wände total verquollen waren. Ich habe am Rande der Schleimzone die Linien eingetragen.

daß für Centrosomen oder irgendwelche ähnliche Gebilde im Plasma kein Platz bleibt. In Fig. 91 ist die Spindel etwas breiter, die dicken Chromosomen sind mehr voneinander isoliert, gelegentlich macht sich schon die Längsspaltung für den zweiten Teilungsschnitt bemerkbar. Zuweilen findet man die Spindel nicht ordentlich differen-

Fig. 92.

Syringa chinensis. Heterotype Spindel, nach dem einen Pole zu teilweise »Unordnung«. Vergr. 1720.

Fig. 93.

Syringa chinensis. Völlig irregnläre heterotype Spindel. Vergr. 1720.

ziert; so sieht es in Fig. 92 aus, als ob an der einen Seite eine völlige »Unordnung« in dem Verlauf der Fasern herrschte. Die Chromosomen waren von ungleicher Größe und Dicke; ich lasse es dahingestellt, ob alles ganze Chromosomen sind, oder auch einige nur Stücke von solchen, wie man aus ihrer Kleinheit zu schließen versucht sein dürfte. In Fig. 93 ist die Irregularität noch größor, man könnte fast meinen, daß zwei Spindeln sich gegenseitig krenzten. Es kann aber aus den Nachbarzellen, die alle noch in der ersten Teilung sind, gefolgert werden, daß es sich in dem fraglichen Bilde nicht etwa um zwei homöotype Spindeln handelte. —

Fig. 94.

Syringa chinensis. Durchschnürung des Kernes mit gleichzeitiger Ausbildung von Spindelfasern. Vergr. 1720.

Genau wie Juel sah ich während der Reduktionsteilung Ansätze zu einer Durchschnürung (Fig. 94), d. h. Amitosen mit gleichzeitiger Spindelbildung (s. Juel Fig. 11), wie wir das aus den Endospermen mancher Pflanzen u. a. gut kennen. In Fig. 95 ist dann eine direkte Amitose abgebildet (s. Juel, Fig. 10). Die Chromosomen-

Doppelstäbchen sind nicht von einander getrennt und haben auch nicht das Wachstum oder die Formveränderung erfahren, die für gewöhnlich im Verlauf der heterotypen Mitose zu konstatieren ist

Fig. 95.

Syringa chinensis. Durchschnürung (Amitose) des Kernes. Vergr. 1720.

Fig. 96.

Syringa chinensis. Neben der Hauptreduktionsspindel noch eine kleine »überzählige.« Vergr. 1720.

und die wir für *Syringa* uns klar machen, wenn wir etwa Fig. 88 mit 91 vergleichen (s. auch meine Angaben für *Bryonia* 52, Taf. VII, Fig. 4 und 5). In Fig. 95 ähneln die Chromosomenpaare dagegen völlig den in Fig. 88 abgebildeten.

Neben der Hauptreduktionsspindel finden wir manchmal auch eine

Fig. 97.

Syringa chinensis. Normaler Verlauf der heterotypen Figur. Interkinese. Vergr. 1720.

Fig. 98.

Syringa chinensis. Ein Dyadenkern in Durchschnürung. Vergr. 1720.

kleine »überzählige« (Fig. 96). Mit Juel nehmen wir an, daß diese zu Kernen gehört, die sich vor der Diakinese durch Amitose aus dem Archesporkerne gebildet haben. Jedoch Fig. 97 — und das darf nicht

außer acht gelassen werden — zeigt uns das typische Verhalten auch für *S. chinensis*. Die Teilung scheint darnach trotz der anfänglichen, ungleich raschen Bewegung der Chromosomen zu den Polen

Fig. 99.

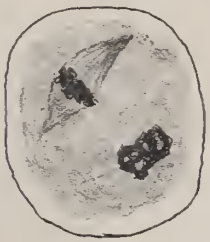


Fig. 100.

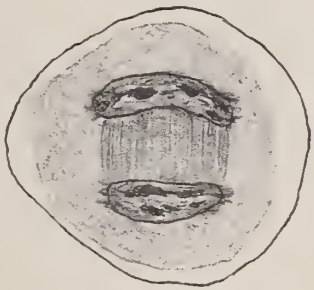
Syringa chinensis. Homöotype Spindeln. Vergr. 1720.

ganz rite beendigt zu sein, die Chromosomen haben das gewöhnliche Aussehen der Interkinese. In Fig. 98, die völlig Juels Fig. 12 entspricht, teilt sich nun unmittelbar der eine Dyadenkern durch Amitose weiter, der andre ist noch in Ruhe. Weitaus die meisten Zellen verhalten sich aber wieder normal (Fig. 99); beide Kerne treten in die richtige homöotype Mitose, wobei die Spindeln entweder parallel oder gekreuzt zueinander liegen können. In Fig. 100 allerdings ist bei der einen Spindel eine Sonderung in der Metakinese in zwei Chro-

Fig. 101.

Syringa chinensis. Homöotype Spindeln, ungleich rasche Chromosomenverteilung zu den Polen. Vergr. 1720.

Fig. 102.



Syringa chinensis. Anlage der homöotypen Spindeln bei Persistenz der heterotypen. Vergr. 1720.

matinkomplexe zu bemerken. Aber das ist jedenfalls nur zufällig, da ich es nur dies eine Mal fand. Die ungleiche Beförderung der Chromosomen zu den Polen sehen wir in Fig. 101, während Fig. 102

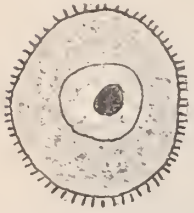
uns ein ganz merkwürdiges Verhalten zeigt, insofern, als die Anlage der beiden homöotypen Spindeln sich bereits bemerkbar gemacht hat, trotzdem noch die Fasern der heterotypen Figur sowie die Membranen der Dyadenkerne zu sehen sind.

Gewisse Nuclei, aber immer nur sehr wenige, bleiben ganz ungeteilt, vielleicht sind sie »vegetativ« geworden, da ich eine Chromosomenbindung in der Diakinese nicht sah. Fig. 103 ist aus einer Anthere gewählt, deren übrige sporogene Zellen schon alle selbst die zweite Spindel hinter sich hatten. Es ist durchaus nicht das einzige Indicium dafür, daß hier eine Grenze zwischen Tapetum und Archespor unscharf sein könnte. Namentlich in den jüngeren Stadien ist es oft schwer zu entscheiden, welchem von beiden Geweben gewisse an der Grenze gelegene Zellen zugehören, wenn der Mikrotomschnitt etwas schräg durch die Anthere gegangen ist. So hatte ich einmal geglaubt, dicht neben Archesporkernen in Synapsis gewöhnliche typische und keine allotypen Spindeln im Archespor zu entdecken, bis ich mich überzeugen mußte, daß sie doch im Tapetum lagen. Und die in allen Phasen stattfindenden Kerndurchschnürungen (Amitosen) sprechen auch, wie wir bereits oben betonten, für ein »Vegetativwerden« der sporogenen Zellen.

Fig. 103.

Syringa chinensis. Ungeteilt gebliebene Archesporzelle. Vergr. 1300.

Fig. 104.



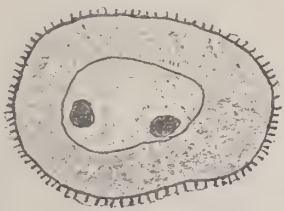
Syringa chinensis. Junges Pollenkorn. Vergr. 1720.

Solche starken Abnormitäten, wie Juel sie z. B. in seinen Fig. 21—25 abbildet, kamen in meinen Präparaten nicht vor; etwas prinzipiell Neues zeigen sie ja aber auch nicht: allein die »Versprengung« der Chromosomen, die bei uns immer nur gelegentlich aufzufinden war, ist hier sehr weitgehend geworden.

So gelangen wir dann zu den jungen Pollenspezialzellen. Sie sehen ganz normal aus, nur wird ihre Beobachtung durch auffallend viele mit Osmiumsäure sich schwarz färbende Tröpfchen gestört, und eine erfolgreiche Färbung und Untersuchung kann erst nach H_2O_2-Behandlung der Schnitte vorgenommen werden. Vielleicht haben wir hier bereits Zeichen einer beginnenden Stoffwechselstörung, einer »öligen Degeneration«, wie wir sie — allerdings stärker ausgeprägt —

bei *Potentilla* auf späteren Stadien kurz vor dem Plasmaverschwinden in den tauben Körnern fanden. Indessen, wie Fig. 104 zeigt, sehen Kern und Plasma nach Wegschaffung der schwarzen Tröpfchen noch völlig »gesund« aus. Die Exine hat übrigens bereits ihre charakteristische Verdickungsleiste nach außen aufgesetzt, die ich am besten zu charakterisieren glaube, wenn ich angebe, daß sie der allen Fachgenossen von ihrem ersten botanischen Semester her sattsam bekannten Lycopodiumsporen-Verzierung gleicht (ich habe in den folgen-

Fig. 105.



Syringa chinensis.
Junges Pollenkorn. Vergr. 1720.

Fig. 106.

Syringa chinensis.
Junges Pollenkorn mit zwei Kernen.
Vergr. 1720.

Fig. 107 *a*.

Fig. 107 *b*.

Syringa chinensis.
Alte Tapetenzellen mit Chromidialsubstanz im Plasma nnd sehr chromatinarmen Kernen. Vergr. 1300.

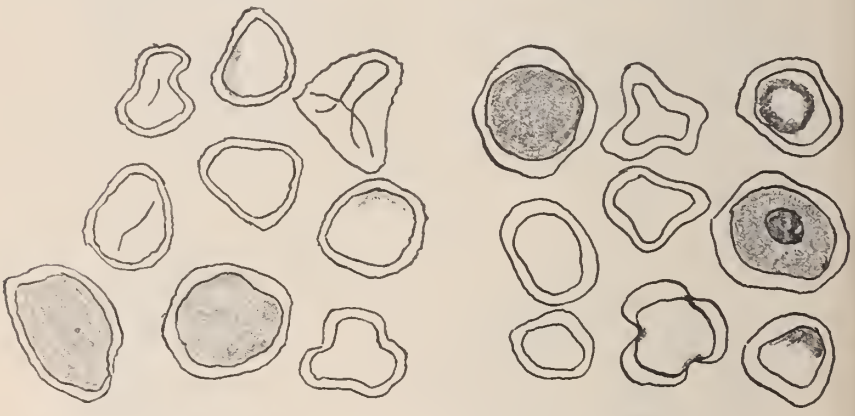
den Figuren diese Struktur oft nur teilweise noch eingezeichnet). In Fig. 105 ist der Kern ungewöhnlich groß und gestreckt, in Fig. 106 haben wir zwei nebeneinanderliegende Nuclei, also einen überzähligen Kern (s. JUEL, Fig 26). Daß außerdem »Tetraden« mit zwei, statt mit vier Kernen vorkommen, haben wir bereits an den andern vorhin behandelten Bastarden gesehen. Man kann diese Erscheinung auch hier auffinden.

Bevor wir jedoch zu den definitiv fertiggestellten Pollenkörnern und ihrer Taubheit übergehen, müssen wir mit ein paar Worten noch auf die Tapetenzellen zu sprechen kommen, weil *Syringa* wieder eine Pflanze ist, die mir »Chromidialsubstanz« gut zeigte (Fig. 107). Diese

ist nun schon für eine Reihe von Species bekannt geworden (s. Tischler (51), Beer (4), Gates (22), und es kann wohl nicht mehr bezweifelt werden, daß sie aus den Kernen stammt. Wenn genannte, sich lebhaft färbende Stoffe bei andern Pflanzen nicht im Plasma zu sehen sind, so wird dies darin seinen Grund haben, daß die Abgabe der Kernbestandteile in einer Form erfolgt (wobei derartige chemische Umsetzungen vorher stattfinden), daß die Tinktionsfähigkeit total verändert wird. Ich habe meine Gedanken darüber auch kürzlich anläßlich eines Referates im Botan. Centralblatt (53, S. 21) ausgeführt.

Nun, jedenfalls bei *Syringa* konstatiert man leicht die charakteristischen Stränge, Fäden, Körnchen, die sich wie Chromatin färben,

Fig. 108*a*. Fig. 108*b*.



Pollen von *Syringa chinensis*. *a*. nach lebendem, *b*. nach fixiertem Material. Vergr. 450.

öfters ihren Zusammenhang mit den Kernen auch rein örtlich erkennen lassen, und die besonders scharf sich markierten, wenn ich die Schnitte nach der Hämatoxylintinktion mit Orange G färbte. In welcher Form die von den sichtlich immer chromatinärmer werdenden Nuclei stammenden Stoffe den jungen Pollenkörnern zugute kommen, vermag ich nicht anzugeben. Wir wissen es hier genau so wenig wie in den übrigen Fällen, in denen wir von einer »Ernährungsfunktion« der Tapetenzellen reden. Andrerseits sprechen die cytologischen Bilder, wie wir früher (51) ausführten, stark für eine solche Möglichkeit und nicht weniger unsre neuern Funde bei *Mirabilis*, wo schlechterdings nicht einzusehen ist, woher die Nährstoffe zu den Exinen kommen, wenn nicht vom Tapetum.

In Fig. 108—110 haben wir, nach lebendem Material gezeichnet, Bilder vom Pollen der *Syringa chinensis*, *persica* und *vulgaris*. Für

den Bastard wurde daneben noch eine Zeichnung »fixierter« Pollenkörner gegeben.

Hugo Fischer (15) charakterisiert in seiner Dissertation den Syringapollen: »Mit feinerer oder deutlicher Netzzeichnung, mit drei parallelen Falten, in gleichen Abständen um das Korn verteilt; aber auch zwei parallele Ringe aus je zwei Falten verschmolzen findet man oft bei *S. vulgaris*, *persica*, *Josikaea*.«

Fig. 109.

Syringa persica.
Pollen (nach lebendem Material). Vergr. 450.

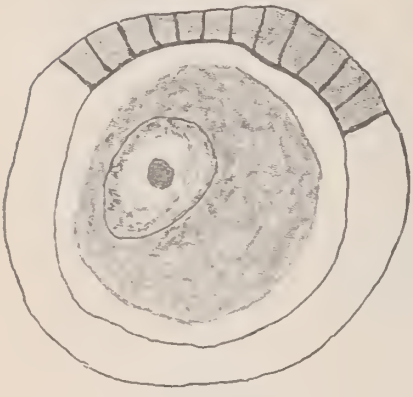
Weitaus die meisten Körner bei *S. chinensis* und *S. persica* sind absolut taub oder mit wenig degeneriertem Plasma ausgefüllt. Trotzalledem hat die Exine nicht nur wieder die normale Dicke, sondern auch die typische Verzierung erhalten. Wir haben hier somit ganz das gleiche wie bei *Mirabilis* und — wenn auch weniger auffällig — bei *Potentilla*. Die Schrumpfung geht dabei genau so allmählich wie dort vor sich. In Fig. 111 haben wir eines der wenigen vollen Pollenkörner des Bastards. Man beachte den Größenunterschied gegenüber Fig. 104, die bei der nämlichen Vergrößerung gezeichnet ist. Fig. 112 bietet uns eine Abnormität, indem zwei Zellen von einer gemeinsamen Exine umschlossen sind, Fig. 113 und 114 endlich stellen taube Körner dar, deren ersteres noch in der Mitte etwas total geschrumpftes Plasma enthält, (die regelmäßigen drei Falten sind nirgends besonders markiert.); letzteres war ganz leer, es maß übrigens im Durchmesser 30 : 27,6 μ. — Diesen Körnern sei in Fig. 115

Fig. 110.

Syringa vulgaris.
Pollen (nach lebendem Material). Vergr. 450.

ein normales volles Pollenkorn von *S. vulgaris* gegenübergestellt, bei dem man die drei Austrittsstellen für den Plasmaschlauch und die eigenartigen hier vorhandenen »Pfropfe« klar sehen kann.

Fig. 111.



Syringa chinensis.
Volles reifes Pollenkorn. Vergr. 1720.

Fig. 112.

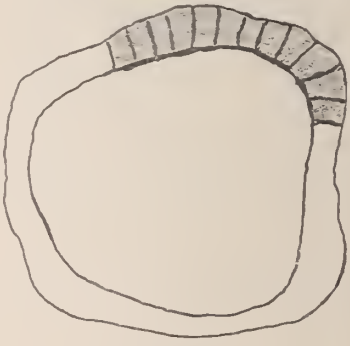
Syringa chinensis.
Abnormes volles Pollenkorn. Vergr. 1720.

Zum Schluß bleibt mir noch übrig, ganz kurz auf die Entstehung der Taubheit bei *S. persica* einzugehen, die, wie wir eben an den fertigen Pollenkörnern sahen, sich in nichts von der des Bastardes

Fig. 113.

Syringa chinensis. Taubes Pollenkorn. Plasma in der Höhlung. geschrumpft. Vergr. 1720.

Fig. 114.

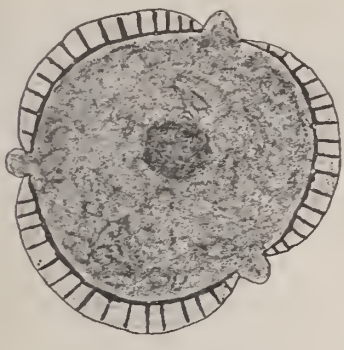


Syringa chinensis.
Völlig taubes Pollenkorn. Vergr. 1720.

unterscheidet. Genau wie wir *P. Tabernaemontani* mit dem Hybriden *P. Tabernaemontani* × *rubens* verglichen, so könnten wir dies mit dem Syringabastard-Elternpaar tun. Es genügt aber wohl für die

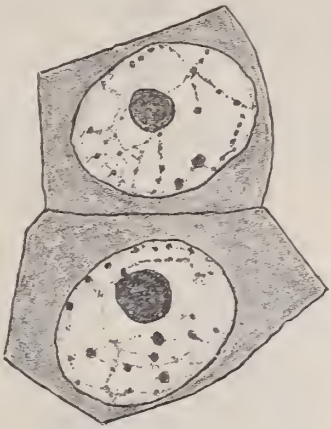
prinzipiellen Schlüsse der Nachweis in einem Falle, den wir oben, wie uns scheint, ausführlich genug geführt haben. Zudem habe ich nicht eine ganz lückenlose Serie aller Stadien bei *S. persica* erhalten

Fig. 115.



Syringa vulgaris. Volles Pollenkorn, noch nicht ganz ausgewachsen. Vergr. 1720.

Fig. 116.

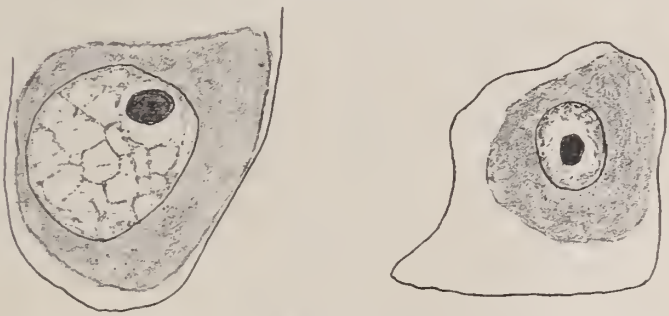


Syringa persica. Archesporzellen. Vergr. 1720.

können. So seien dann an der Hand einiger Bilder die Anfangs- und Endstadien herausgegriffen.

In Fig. 116 sehen wir zwei Archesporzellen: ihre Kerne maßen

Fig. 117.



Syringa persica. Zwei Archesporzellen kurz nach ihrer Abrundung von sehr ungleicher Größe. Vergr. 1720.

12 : 13,8 μ und 12 : 13,2 μ im Durchmesser, sind also größer als bei dem Bastard. Ich mache besonders auf unser Bild aus dem Grunde aufmerksam, weil man ganz vorzüglich, so gut wie ich es noch an

keinem andern Objekte beobachtet habe, sich von der Tropfenform des in die Lininfäden eingebetteten Chromatins überzeugen kann. Zwischen größeren und kleinsten Tröpfchen sind dabei alle nur denkbaren Übergänge. Für die Auffassung, daß in den größten »Prochromosomen« zu sehen sind, ergaben sich mir — eben wegen der keineswegs scharfen Scheidung von den kleineren — keine Anhaltspunkte.

Kurze Zeit später, sowie die Archesporzellen sich ein wenig abzurunden begannen, fand ich die Struktur nicht mehr so ausgeprägt. Dagegen wiesen mir nun meine Präparate große Unterschiede in der Größe der Kerne und der dazugehörigen Plasmaleiber auf, die aber höchstwahrscheinlich individuell sind, d. h. nicht in allen Fällen vorkommen.

Fig. 118.

Syringa persica. Synapsis.

Fig. 117 beweist diese Differenz für zwei Nachbarzellen: der Kern der einen ist fast noch einmal so groß als der der andern (12 : 13,2 μ gegenüber 6 : 7,2 μ!). Daß die Synapsis sich noch ganz regelmäßig bildet, dokumentiert uns Fig. 118. Und ebendasselbe gilt nun für die große Mehrzahl der Teilungsbilder während der nächstfolgenden Phasen. Das Material war aber gerade hier zum größten Teile schlecht fixiert, und ich will daher, wie gesagt, verzichten, näher darauf einzugehen. Die vorhandenen Abnormitäten scheinen sich ganz mit denen bei *S. chinensis* zu decken. Jedenfalls gilt das für den Schluß der Pollenentwicklung. Ja, ich sah hier — was aber zufällig sein dürfte — mehr Unnormales als beim Bastard; so fiel vor allem auf, daß häufiger zu wenig oder zu viel Pollenkörner vorhanden sind. Fig. 119 wird uns z. B. das erstere, Fig. 120 das letztere Verhalten mit einem Bilde belegen. Bei den drei ungleichgroßen Pollenkörnern der »Tetrade« ließ sich schön eine Beziehung zwischen Zell- und Kerngröße auffinden.

Es maßen:

Zelle I	12 : 13,2 μ	Kern I	7,2 : 6 μ;
» II	12 : 7,2 μ	» II	3,6 : 4,8 μ;
» III	10,8 : 8,4 μ	» III	4,8 : 4,8 μ.

Um nun Boveris Gesetz, daß die Größe der Kernoberflächen direkt proportional dem Zellvolum sei, nachzuweisen, verfuhr ich

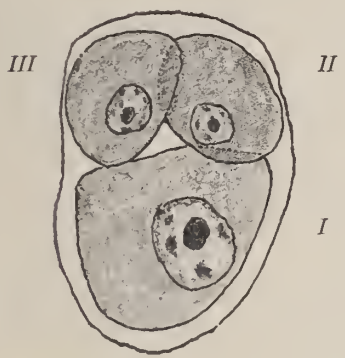
genau so wie seinerzeit in meiner Bryonia-Arbeit (52, S. 89—90), und ich erhielt die Relationen:

für Zellvolum: Kernoberfläche I = 7 : 1.
» » » II = 8 : 1
» » » III = 6,3 : 1.

Trotz der ungleichen Größe der einzelnen und der relativ rohen Messungen liegt somit die Beziehung im Boveri'schen Sinne greifbar deutlich vor Augen!

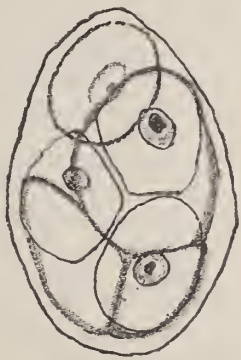
Endlich für Fig. 120 wäre noch zur Erklärung hinzuzufügen, daß die aufeinanderfolgenden optischen Ebenen in ein Bild projiziert sind, das dann wohl ohne weiteres verständlich ist.

Fig. 119.



Syringa persica. Nur drei ungleichgroße Pollenkörner in der Tetrade. Vergr. 1720.

Fig. 120.



Syringa persica. Ein überzähliges Pollenkorn in der Tetrade. Vergr. 1720.

Damit wollen wir unsre cytologischen Studien auch für *Syringa* schließen. Wir müssen hier somit gleichfalls zu dem Résumé kommen, daß die Pollensterilität kein Specificum des Bastards ist. Insbesondere für eine »Entmischung« des ♂ und ♀ Chromatins im Verlauf der Reduktionsteilung haben wir nicht nur keine Anhaltspunkte gefunden, sondern wir glauben sogar bestimmt gezeigt zu haben, daß eine solche nicht existiert.

Die theoretische Verwertung unsrer Funde sowie eine Behandlung des ganzen Sterilitätsproblems auf breiter Basis sei uns in einem besonderen zweiten Teile gestattet. Wir werden dort auch Gelegenheit haben, eine Reihe von Erörterungen anzuschließen, die andre Fragen betreffen, welche infolge der Verbindung moderner Bastardforschung mit cytologischen Erfahrungen und Spekulationen gegenwärtig im Vordergrunde des Interesses stehen.

Literatur zu Teil I.

1. Amelung, E., Über Étiolement. Vorl. Mitt. Flora. Bd. 78. S. 204—210. 1894.
2. Ascherson, P., und P. Gräbner, Synopsis der mitteleuropäischen Flora. Bd. 6. 1. Abt. 895 + 101 S. Leipzig 1900—1905.
3. Balls, W. L., The sexuality of cottou. Yearbook Khediv. agricult. Soc. Cairo. 26 p. 9 pl. 1906. (Ref. Bot. Gaz. vol. 43. p. 227—228. 1907.)
4. Beer, R., On the development of the pollen grain and anther of some Onagraceae. Beih. botan. Centralbl. Bd. 19. 1. Abt. S. 286—313. pl. 2—4. 1906.
5. —— On the development of the spores of Riccia glauca. Annals of botany. vol. 20. p. 275—292. pl. 21—22. 1906.
6. Biedermann, W., Geformte Secrete. Zeitschr. f. allgem. Physiol. Bd. 2. S. 395—481. 4 Taf. 1903.
7. Braun, Alex., Über Cytisus Adami und Syringa correlata. Bot. Ztg. Bd. 31. Sp. 636—638. 647—650. 664—667. 1873.
8. Cannon, W. A., Studies in plant hybrids. The spermatogenesis of hybrid cotton. Bull. Torrey bot. Club. vol. 30. p. 133—172. pl. 7—8. 1903.
9. Correns, C., Über den Einfluß, welchen die Zahl der zur Bestäubung verwendeten Pollenkörner auf die Nachkommenschaft hat. Ber. d. D. bot. Ges. Bd. 18. S. 422—435. 1900.
10. —— Über Bastardierungsversuche mit Mirabilis-Sippen. Erste Mitteilung. Ber. d. D. bot. Ges. Bd. 20. S. 594—608. 1902.
11. —— Zur Kenntnis der Geschlechtsformen polygamer Blütenpflanzen und ihrer Beeinflußbarkeit. Pringsh. Jahrb. f. wiss. Botan. Bd. 44. S. 124 — 173. 1907.
12. Darwin, Ch., Die verschiedenen Blütenformen an Pflanzen der nämlichen Art. Aus d. Engl. übers. v. J. V. Carus. 304 S. 15 Fig. Stuttgart 1877.
13. Dippel, L., Handbuch der Laubholzkunde. Erster Teil: Monocotyleae und Sympetalae der Dicotyleae. 449 S. 282 Fig. Berlin 1889.
14. Familler, J., Biogenetische Untersuchungen über verkümmerte oder umgebildete Sexualorgane. Flora. Bd. 82. S. 133—168. 10 Fig. 1896.
15. Fischer, H., Beiträge zur vergleichenden Morphologie der Pollenkörner. Diss. Breslau. 69 S. 2 Taf. 1890.
16. Fitting, H., Bau und Entwicklungsgeschichte der Makrosporen von Isoetes und Selaginella und ihre Bedeutung für die Kenntnis des Wachstums pflanzlicher Zellmembranen. Bot. Ztg. Bd. 58. Abt. 1. S. 107—164. Taf. 5—6. 1900.
17. —— Referat über: Miss Fl. Lyon. The sporecoats of Selaginella. Bot. Ztg. Bd. 64. 2. Abt. Sp. 42—43. 1906.
18. —— Referat über: R. Beer. On the development of the pollen grain and anther of some Onagraceae. Bot. Ztg. Bd. 64. 2. Abt. Sp. 279—281. 1906.
19. Focke, W. O., Die Pflanzen-Mischlinge. Eiu Beitrag zur Biologie der Gewächse. 569 S. Berlin 1881.
20. Fritzsche, J., Über den Pollen. Mém. des sav. étrang. t. 3. (Prés. à l'acad. Imp. d. sc. de St. Pétersbourg.) S. 649—767. 13 Taf. St. Petersburg 1837.

21. Gärtner, C. Fr. v., Versuche und Beobachtungen über die Bastarderzeugung im Pflanzenreich. 790 S. Stuttgart 1849.
22. Gates, R. R., Pollen development in hybrids of Oenothera lata and O. Lamarckiana, and its relation to mutation. Bot. Gaz. vol. 43. p. 81—115. 3 pl. 1907.
23. Grégoire, V., La structure de l'élément chromosomique au repos et en division dans les cellules végétales. (Racines d'Allium.) Cellule. t. 23. p. 311—353. 2 pl. 1906.
24. Gregory, R. P., The abortive development of the pollen in certain sweet-peas (Lathyrus odoratus). Proc. Cambridge phil. Soc. vol. 13. p. 148—157. pl. 1—2. 1905.
25. Heimerl, A., Beiträge zur Anatomie der Nyctagineen. I. Zur Kenntnis des Blütenbaues und der Fruchtentwicklung einiger Nyctagineen (Mirabilis Jalapa L. und longiflora L., Oxybaphus nyctagineus Sweet). Denkschr. d. kais. Akadem. d. Wiss. Wien. math.-naturw. Kl. Bd. 53. 2. Abt. S. 61—78. 3 Taf. 1887.
26. Johansson, K., Beiträge zur Kenntnis des Formenkreises der Potentilla verna (L. ex p.) Lehm. et auct. plur., mit besonderer Berücksichtigung der gottländischen Formen. Ark. f. Botanik. Bd. 4. Nr. 2. 18 S. 4 Taf. 1905.
27. Jost, L., Über die Selbststerilität einiger Blüten. Bot. Ztg. Bd. 65. Abt. 1. S. 77—117. Taf. 1. 1907.
28. Juel, H. O., Beiträge zur Kenntnis der Tetradenteilung. Pringsh. Jahrb. f. wiss. Botan. Bd. 35. S. 626—659. Taf. 15—16. 1900.
29. Kerner v. Marilaun, A., Pflanzenleben. Bd. 2. 896 S. 1547 Fig. 20 Taf. Leipzig 1891.
30. Klebs, G., Über Variationen der Blüten. Pringsh. Jahrb. f. wiss. Botan. Bd. 42. S. 155—320. 27 Fig. Taf. 8. 1905.
31. Körnicke, M., Zentrosomen bei Angiospermen? Zugleich ein Beitrag zur Kenntnis der generativen Elemente im Pollenschlauche. Flora. Bd. 96. S. 501—522. Taf. 5. 1906.
32. Lyon, Miss Fl., The sporecoats of Selaginella. Bot. Gaz. vol. 40. p. 289—295. pl. 10—11. 1905.
33. Mangin, A., Observations sur la membrane du grain de pollen. Bull. Soc. bot. de France. t. 36. p. 274—283. 1889.
34. —— Observations sur le développement du pollen. Bull. Soc. bot. de France. t. 36. p. 386—393. 1889.
35. Mohl, H. v., Sur la structure et les formes des grains de pollen. Annal. sc. nat. 2. sér. t. 3. p. 148—180, 220—236, 304—346. pl. 9—11. Paris 1835.
36. Nemec, B., O Pylu Petaloidnich Tyčinek Hyacintu (Hyacinthus orientalis L.). Rozpr. česk. Akad. Praze. Ročn. 7. Třida 2. Čislo 17. 18 S. 2 Taf. 1898.
37. —— Über den Pollen der petaloiden Antheren von Hyacinthus orientalis L. Bull. intern. de l'Acad. d. sc. de Bohême. 7 S. 2 Taf. 1898.
38. —— Über die Einwirkung des Chloralhydrats auf die Kern- und Zellteilung. Pringsh. Jahrb. f. wiss. Botan. Bd. 39. S. 645—730. 157 Fig. 1904.
39. —— Über die Bedeutung der Chromosomenzahl. Vorl. Mitteil. Bull. intern. de l'Acad. d. sc. de Bohême. 4 S. 1906.
40. Rosenberg, O., Cytological studies on the apogamy in Hieracium. Bot. Tidsskr. Bd. 28. S. 143—170. 2 Taf. 13 Fig. 1907.

41. Sachs, J., Wirkung des Lichts auf die Blütenbildung unter Vermittlung der Laubblätter. 1864. Ges. Abh. über Pfl. Phys. Bd. 1. S. 229—260. Fig. 7—8. 1892.
42. Schacht, H., Über den Bau einiger Pollenkörner. Pringsh. Jahrb. f. wiss. Botan. Bd. 2. S. 109—168. Taf. 14—18. 1860.
43. Schaffner, J. H., Chromosome reduction in the microsporocytes of Lilium tigrinum. Bot. Gaz. vol. 41. p. 183—191. pl. 12—13. 1906.
44. Schellenberg, H. C., Über das primäre Dickenwachstum des Markes von Sambucus nigra L. Ber. d. D. bot. Ges. Bd. 24. S. 8—16. 1907.
45. Schulz, A., Beiträge zur Kenntnis der Bestäubungseinrichtungen und Geschlechtsverteilung bei den Pflanzen. II. Bibl. botan. Heft 17, 224 S. 1890.
46. Strasburger, E., Die pflanzlichen Zellhäute. Pringsh. Jahrb. f. wiss. Botan. Bd. 31. S. 511—598. Taf. 15—16. 1898.
47. —— Das botanische Praktikum. 4. Aufl. 771 S. 230 Fig. Jena 1902.
48. —— Apogamie bei Marsilia. Flora. Bd. 97. S. 123—191. Taf. 3—8. 1907.
49. Tischler, G., Über eine merkwürdige Wachstumserscheinung in den Samenanlagen von Cytisus Adami Poir. Ber. d. D. bot. Ges. Bd. 21. S. 82 — 89. Taf. 5. 1903.
50. —— Über Embryosack-Obliteration bei Bastardpflanzen. Beih. bot. Centralbl. Bd. 15. S. 408—420. Taf. 5. 1903.
51. —— Über die Entwicklung des Pollens und der Tapetenzellen bei Ribes-Hybriden. Pringsh. Jahrb. f. wiss. Botan. Bd. 42. S. 545—578. Taf. 15. 1906.
52. —— Über die Entwicklung der Sexualorgane bei einem sterilen Bryonia-Bastard. Ber. d. D. bot. Ges. Bd. 24. S. 83—96. Taf. 7. 1906.
53. —— Referat über: Goldschmidt, R. und M. Popoff, Die Karyokinese der Protozoen und der Chromidialapparat der Protozoen- und der Metazoenzelle. Botan. Centralbl. Bd. 105. S. 19—21. 1907.
54. Ursprung, A., Über die Dauer des primären Dickenwachstums. Vorl. Mitt. Ber. d. D. bot. Ges. Bd. 24. S. 489—497. 1906.
55. Vöchting, H., Über den Einfluß des Lichtes auf die Gestaltung und Anlage der Blüten. Pringsh. Jahrb. f. wiss. Botan. Bd. 25. S. 149—208. Taf. 8—10. 1893.
56. de Vries, H., Die Mutationstheorie. Bd. 2. 752 S. 4 Taf. 159 Fig. Leipzig 1903.
57. Wichura, M., Die Bastardbefruchtung im Pflanzenreich, erläutert an den Bastarden der Weiden. Breslau. 95 S. 2 Taf. 1865.
58. Wilson, J. H., Infertile Hybrids. Rept. 3 intern. conf. on genetics. p. 183 —209. Fig. 32—49. London 1906.
59. Winkler, Hans. Botanische Untersuchungen aus Buitenzorg. II. 7. Über Parthenogenesis bei Wikstroemia indica (L.) C. A. Mey. Annal. du jard. bot. de Buitenzorg. 2. sér. vol. 5. p. 208—276. pl. 20—23. 1906.
60. Wolf, Th., Potentillen-Studien I. Die sächsischen Potentillen und ihre Verbreitung besonders im Elbhügellande mit Ausblicken auf die moderne Potentillenforschung. 123 S. 14 Fig. Dresden 1901.
61. Wóycicki, Z., Über die Einwirkung des Äthers und des Chloroforms auf die Teilung der Pollenmutterzellen und deren Produkte bei Larix decidua. Bull. de l'Acad. d. sc. de Cracovie. Cl. d. sc. math. et natur. p. 506—553. pl. 16—18. 1906.

Teil II. Die theoretische Bedeutung der Unfruchtbarkeit nebst anschließenden Erörterungen über »Mendelspaltungen« und »Erbsubstanzen«.

1. Über die Ursachen der Sterilität bei Hybriden.

In dem »ersten Teile« haben wir eine Reihe cytologischer Daten über die Entwicklung des sporogenen Gewebes bei Bastarden kennen gelernt, und wir hätten diese im Zusammenhange mit den früher von uns und andern gewonnenen Resultaten zu einer Erörterung über die Gründe der Unfruchtbarkeit und deren prinzipielle Bedeutung zu verwerten. Von vornherein wollen wir betonen, daß wir von all den Sterilitätsursachen absehen, die, wenn ich so sagen darf, sekundärer Natur sind. Müller-Thurgau (56) hat sie in sehr übersichtlicher Weise zusammengestellt:[1])

1. Die Bestäubung kann unterbleiben;
2. die Pollenkörner treiben nicht aus,

a) weil bei anhaltender regnerischer Witterung der Pollen platzen kann,

b) weil bei zu starker Trockenheit keine Narbenflüssigkeit ausgeschieden wird;

3. auch bei guter Keimungsfähigkeit sagt die Narbenflüssigkeit nicht zu;
4. die Samenanlagen sind ungünstig ernährt;
5. auch nach erfolgter Befruchtung tritt Nahrungsmangel ein, und es kommt daher nicht bis zur Ausbildung von Samen (z. B. unsre in Teil I angegebenen Funde über *Potentilla rubens* im Warmhaus).

Wir fassen somit nur die Fälle ins Auge, in denen die ♂ oder ♀ Geschlechtsorgane selbst entweder gar nicht mehr regulär gebildet werden oder doch bald verkümmern. Gleich hier sei darauf aufmerksam gemacht, daß die männlichen Organe meist viel stärker als die weiblichen dabei zu leiden pflegen. Es ist dies zwar eine Tatsache, auf die schon v. Gärtner (30) in seinem grundlegenden Werke hinweist, deren prinzipielle Tragweite aber namentlich in der letzten Zeit zuweilen übersehen ist; denn es ist dies bereits ein Hauptargument dafür, daß nicht die Reduktionsteilung das Wesentliche für

[1]) S. auch Sorauer [(71) Bd. I. S. 289 ff.], der seine Beispiele zumeist der »praktischen Botanik« entnimmt.

die Sterilität ist, da ja sonst die beiden Geschlechter sich nicht verschieden hierbei verhalten dürften. Soweit ich sehe, hat wieder zuerst Strasburger (75, S. 67) auf diesen Gesichtspunkt die Aufmerksamkeit gelenkt. Und nach unsern eingehenden cytologischen Untersuchungen glaube ich, daß wir jetzt ganz direkt behaupten dürfen: in den meisten Fällen offenbart sich die Taubheit, d. i. Plasmaarmut des Pollens, in erster Linie, nachdem die allotypen Mitosen noch annähernd oder ganz normal beendet sind. Ich gebe ohne weiteres zu, daß Unregelmäßigkeiten bei den Hybriden hier öfter auftreten können als bei reinen Arten, aber einmal zeigen eine Reihe von ganz sterilen Bastarden doch nichts davon, und dann verhielt sich, wie wir in Teil I gesehen haben, selbst wenn eine Menge von Zellen so von der Norm abweicht, wie bei *Syringa chinensis*, in unsrem Material ein sehr beträchtlicher Prozentsatz ganz nach dem »Idealschema«. Eine der am häufigsten zu bemerkenden Abnormitäten ist wohl die, daß die Kerne ungleiche Chromatinmengen bekommen. Das wäre zunächst jedoch noch kein Grund, daß der Pollen nicht auskeimen könnte, wenn nur die Kernplasmarelation gewahrt bleibt, was zuweilen selbst ziemlich genau der Fall ist. Schon Wichura (88) sah, daß auch Pollenkörner mit unnormalem Chromatingehalt der Kerne keimen können, und auf die diesbezüglichen experimentellen Erfahrungen von Nemec (60), die uns die wirkliche Bedeutung der Chromosomen erschließen sollen, werden ja neuerdings größere Hoffnungen gesetzt. Zudem denke man nur an die Funde auf zoologischem Gebiete, wo diese Erwartungen in einem gewissen bescheidenen Umfange bereits erfüllt sind.

Versuchen wir einmal, unser Problem so anzufassen, als ob wir gar keine Hypothesen von der Wichtigkeit des Chromatins, ja selbst der Chromosomen als Erbsubstanzüberträger und ähnlichem kennten. Wir dürfen etwa sagen: Im Befruchtungsakte ist zu trennen zwischen der Erzeugung einer Zelle, die derartige »Potenzen« erhält, daß der aus ihr hervorgehende Organismus im Laufe der Ontogenese unter normalen äußeren Verhältnissen ganz bestimmte Kombinationen der morphologischen und physiologischen Eigenschaften der beiden Eltern aufweisen und dadurch die für das Einzelindividuum zufällig erreichte Abweichung von dem mittleren Typus der Art oder Rasse zur Bedeutungslosigkeit bringen wird, und der Entwicklungserregung, die die befruchtete Zelle zur Teilung zwingt, eine Ontogenese somit erst ermöglicht. Letzteres kann für eine Reihe von Fällen unzweifelhaft durch allerlei andre Reize als die vom ♂ Sexualkern aus-

gehenden ausgelöst werden. Ja, neuerdings scheut sich R. Hertwig (40) nicht, ganz allgemein den Gedanken auszusprechen, daß vielleicht jede Eizelle eine Entwicklungsmöglichkeit in Form einer Parthenogenese in sich habe (»überreife Eier«), und daß nur für gewöhnlich der dazu nötige Reiz nicht stark genug ist, um irgendwelche sichtbaren Ansätze nach dieser Richtung hin einsetzen lassen zu können. Abgesehen von den wenigen Beispielen, in denen die ♂ Zelle nichts weiter zu tun scheint, als rein »stimulierend« zu wirken [so z. B. bei den »oligopyrenen Spermien« nach R. Hertwig (40) und nach der landläufigen Ansicht bei der sogenannten »Pseudogamie«[1]], müssen wir doch im allgemeinen sagen, daß die Entwicklungserregung und die Notwendigkeit, in einer ganz bestimmten Richtung auszuwachsen, durch einen und denselben Vorgang erreicht wird. Wenn wir etwas »naturphilosophisch« bildlich sprechen wollen, könnten wir uns weiterhin so ausdrücken: Es wird durch die Vereinigung der beiden Sexualzellen ein Kompromiß zwischen den beiderseitigen »Entwicklungstendenzen« geschlossen werden müssen und — gleichbleibende äußere Verhältnisse vorausgesetzt — dadurch schon das Schicksal des Organismus (Lebensdauer, Eintritt in bestimmte Entwicklungsphasen usw.) von vornherein festgelegt sein. Der Verlauf der Ontogenese geht dann oft mit der Pünktlichkeit eines Uhrwerkes vor sich [Weismann (87) Bd. II, S. 51]. So setzt bei manchen Bambuseen nach jahrelangem vegetativem Wachstum plötzlich ein allgemeines Blühen ein [s. z. B. Möbius (54) S. 87], und dies trifft zuweilen so genau auf die Woche zu, daß auf riesige Entfernungen alle von einem Individuum ursprünglich abstammenden kolossalen Mengen von Pflanzen auf einmal erblühen.

[1] Siehe die älteren Angaben von Focke [29] S. 525—26 und die Literatur über die Millardetschen »*Faux hybrides*« bei *Vitis* und *Fragaria* sowie die neueren Publikationen von Worsley [92] p. 412], der in den Nachkommen einer Kreuzung von ♂ *Hippeastrum* mit ♀ *Habranthus* oder *Zephyranthes* bei 30 Kreuzungen in sieben Generationen nie einen Einfluß des Vaters sah (»Attempted hybrids«), ferner von Pfitzer [62] p. 219 bei der Frage nach dem *Odontoglossum-Zygopetalum*-Bastard, von Solms-Laubach [70] über *Fragaria* und von Lidforss [49] über *Rubus*. Letzterer hat sich übrigens eine cytologische Untersuchung vorbehalten. Nun kennen wir offenbare Übergänge zur normalen Befruchtung in den von Tschermak [84] S. 280] beobachteten Fällen, bei denen der eine Elter determinierend wirkt, der andre die Rolle eines »Activators« übernimmt. Wie sollen aber die »*Faux hybrides*« zu erklären sein, die ganz dem väterlichen Typus folgen ?? [s. Bateson [6] S. 400]. Jedenfalls scheint es mir sicher, daß das Problem komplizierter ist, als diejenigen glauben, welche die Rolle der ♂ Zelle bei der Pseudogamie mit andern Stimulantien der Eizelle in zu nahe Parallele setzen!

Damit eine gedeihliche Entwicklung der Keimzelle möglich sei, müssen die beiderseitigen »Entwicklungstendenzen« aber auch zusammen passen, die beiden Sexualzellen müssen »aufeinander abgestimmt« sein! Treten zwei Geschlechtszellen bei der Befruchtung zusammen, denen diese gegenseitige Anpassung fehlt, so wird der Rhythmus gestört, der Entwicklungsanstoß das eine Mal zu gering, das andre Mal zu stark sein. Ist er zu gering, so genügt er nicht mehr, alle Organe des Kindes zur Entfaltung zu bringen, ja, manchmal geht die Eizelle nur wenige Teilungen noch ein und bleibt auf dem Stadium eines mehrzelligen Embryos stehen (so z. B. bei Eltern mit entfernterer Verwandtschaft). Ist er zu stark, so werden wir dasselbe finden, wie bei vielen Pflanzen, die, wie der Gärtner sich ausdrückt, »mit zu großer Kraft« wachsen, stark luxurieren. Ja, wir können mit Jost [(43) S. 460] direkt einen Vergleich mit den Wirkungen kleiner Giftmengen, z. B. von Kupfersulfat, ziehen, worauf wir noch weiter unten näher eingehen wollen. Durch Veränderung der äußeren Bedingungen kann die Entwicklung oft bis zu beträchtlichem Grade von der »determinierten« abgelenkt werden, wie vor allem die Experimente von Klebs ergeben. Wenn dieser Autor seine *Veronica Chamaedrys* zwang, von der Bildung der Blüten und damit der die Generation beendenden Sexualzellen Abstand zu nehmen, so ist das aber prinzipiell das gleiche, als wenn bei *Cytisus Adami* die Blütenstände plötzlich wieder anfangen, Laubblätter und Laubsprosse hervorgehen zu lassen [s. Alex. Braun (10) Sp. 650]. In beiden Fällen wirken irgendwelche Reize ein, die stärker sind als die, welche bei einer normalen Species in vorbestimmter Reihenfolge auf die Laubblätter tragenden Zweige die Blüten und Geschlechtsorgane folgen lassen. Daß dabei das eine Mal »äußere«, uns bekannte, das andre Mal »innere«, uns in ihrem Wesen unbekannte Reize ein ähnliches Resultat ergeben, erlaubt natürlich in keiner Weise, auf die Ähnlichkeit der beiden zu schließen.

Eine bestimmt gerichtete Entwicklung wird bekanntlich von manchen Autoren geleugnet, doch sprechen, ganz abgesehen von den besonders markanten Beispielen der Bambuseen, gewisser Orchideen usw., auch neuere, auf Experimente gegründete Erwägungen durchaus dafür; so, um nur eins der jüngsten Beispiele anzuführen, die Untersuchungen von Driesch (20) scheinen zu zeigen, daß disperme Seeigeleier sich deshalb nicht weiterentwickeln, weil die beiden Bilateralitätsbahnen sich kreuzen und so die determinierten Entwicklungsfolgen sich gegenseitig zu sehr stören.

Wir haben eben von dem »Entwicklungsanstoß« gesprochen, der durch die Vereinigung zweier Sexualzellen gegeben ist. Wie können wir uns diesen Anstoß nun zu »erklären« versuchen, wenn wir von allen bildlichen »Erklärungsversuchen« hier absehen? Vielleicht wird das möglich sein in Verfolgung der von R. Hertwig (40) und seiner Schule sowie von Boveri angebahnten Gedankengänge. Nach dem Münchner Forscher hat die Fusion nicht den Zweck, »dem Organismus eine ihm abhanden gekommene Teilfähigkeit wieder zu verleihen«, sondern nur durch Eintritt eines fremden Elementes in die Eizelle (Spermatozoon) »eine übermäßige Entfaltung der Zelltätigkeit hintanzuhalten«, die sich in einer Kernhypertrophie äußern würde. Nur durch diese Hemmung wird die für die »gesunde« Zelle nötige Kernplasmarelation wieder erreicht, welche darauf erst die für eine — »krankwerdende« — Zelle unmögliche erste Kern- und Zellteilung erlaubt. Beziehen wir diese Sätze auf die Bastardfrage, so könnten wir sagen, die hier im Befruchtungsakte miteinander in Berührung tretenden Kern- und Plasmaquantitäten und -qualitäten haben kein harmonisches Verhältnis zueinander und können dies auch fast nie ganz erreichen. Während wir für die Qualitäten keine Unterschiede durch die cytologischen Bilder entdecken werden — und diese werden leider die Hauptrolle spielen! —, so wird das durch Messungen für die quantitativen möglich sein[1]). Bei allen von uns untersuchten sterilen Hybriden verhalten sich die Eltern in bezug auf die Größenverhältnisse der Sexualzellen und ihrer Kern- und Plasmamengen etwas verschieden voneinander. Dadurch allein könnten schon die ersten Störungen in der Entwicklung bedingt sein.

Es ist für die cytologischen Bilder gerade des sporogenen Gewebes der sterilen Bastarde nun sehr charakteristisch, daß hier die ersten sichtbaren Schädigungen sich zeigen, wenn auch in den vorhergehenden vegetativen Phasen absolut nichts Krankhaftes zutage getreten ist. In allen Fällen wurde von uns zu wenig Plasma bemerkt, sei es schon während der allotypen Mitosen selbst, sei es nach deren Beendigung in den jungen Pollen-Specialzellen; das heißt aber, daß die Kernsubstanz zum vorhandenen Plasma sich so verhalte, als wenn der Kern hypertrophierte, womit wir an Hertwigs

[1]) Auch Schücking (67) weist z. B. darauf hin, daß bereits bei geringen Abweichungen in den beiden Geschlechtszellen voneinander eine normale Kernplasmarelation nicht mehr völlig herzustellen und daher die Vereinigung unfruchtbar, das Kind, der Bastard, steril ist.

Deduktionen wieder anknüpfen könnten[1]). Warum eine so scharfe Scheidung zwischen sporogenen und vegetativen Zellen eintritt, wissen wir nicht; wir können nur versuchen, es uns verständlich zu machen, indem wir annehmen, daß der im Laufe der Ontogenese »vorgesehene« Zeitpunkt der Bildung des sporogenen Gewebes und der Sexualzellen für die beiden Eltern nicht völlig gleich ist. Dadurch wird eine Harmoniestörung hervorgerufen, die vorher wegen der Gleichartigkeit der vegetativen typischen Mitosen untereinander niemals sich zu zeigen brauchte[2]). Es handelt sich hier um einen »kritischen Punkt« in der Ontogenese, was uns auch die experimentellen Erfahrungen, vor allem die von KLEBS (46), bestätigen. Dieser Autor sagt ausdrücklich S. 313: »Eine allgemeine Methode, Blütenvariationen aller möglichen und zum Teil höchst auffälliger Art künstlich hervorzurufen, besteht darin, in dem richtigen Zeitpunkt kurz vor und während der allerersten Anlage statt günstiger Blütenbedingungen günstige Wachstumsbedingungen anzuwenden«. Wir können wieder genau wie oben die Beeinflußbarkeit durch den Wechsel der Außenbedingungen in nahen Vergleich bringen zu dem unnormalen Entwicklungsverlauf der Bastarde infolge der hier vorhandenen inneren Rhythmusstörung.

Ich war früher zu denken versucht, die ungenügende Plasmaarmut in den »tauben« Körnern sei dadurch bedingt, daß die Antheren ungenügend ernährt sind. Gewiß wird bei ungenügender Nahrung Ähnliches sich zeigen, wie wir noch sehen werden. Aber wenn die Möglichkeit der Weiterentwicklung des sporogenen Gewebes in der Richtung der Ontogenese läge, würde der Nährstrom zu den Antheren schon hingeleitet werden! Der Fall von *Mirabilis* lehrt

[1] Ohne seine Gründe näher anzuführen, lehnt FRANK LILLIE (50) übrigens die HERTWIGsche Lehre ab S. 8, da sie »in opposition to so many known facts« sei.

[2] Ähnlich bei ABBADO (1 S. 278) »Questo ci porta a pensare che anche nelle piante le energie possedute dall' elemento masculino possano non concordare del tutto con quelle del femminino, e in questo pensiero ci conferma la considerazione che i due organi, benchè con eguale significato morfologico e biologico seguono però due vie diverse nel loro sviluppo. Invero questo fatto ci indica che energie che si sviluppano in un organo, mancano o rimangono in embrione nell' altro. Bisognerà perciò concludere che i due elementi sexuali possiederanno una gran somma di energie uguali, ricevute dalla pianta madre, ma che tutto il complesso delle energie da essi possedute non corrisponderà pienamente per causa di quella piccola somma di energie che è propria dell'uno e non dell' altro.«

uns zudem, daß auch bei stärkerem Nährstoffzufluß unter Umständen dieser allein der Wand und gar nicht dem Plasmaleibe der Zelle zugute kommen kann.

Wir haben die Vorstellung vertreten, daß dem jungen Bastarde eine mangelnde Akkomodation des Organismus an einen »normal« verlaufenden Ablauf der Entwicklung zuzusprechen sei. Solches betonte übrigens schon vor 42 Jahren Wichura (88), und auch die späteren Autoren, wie de Vries [(85) II, S. 696], meinen wohl ganz das gleiche, nur daß hier noch die Störungen mit der Anzahl der differierenden Anlagen verknüpft werden.

Unter den vielen Möglichkeiten, die für einen »unnormalen« Verlauf der Ontogenese in Betracht kommen, wird auch der Fall denkbar sein, daß die Bedingungen selbst noch günstiger als bei der Norm sind. Freilich wird das selten genug sich zeigen. Aber wir kennen doch einige ganz unzweifelhafte derartige Fälle; ich verweise vor allem auf Lidforss' (49) schöne Arbeit über *Rubus*. So hat *Rubus caesius* ♂ × *acuminatus* ♀ = *R. acutus* Lindeb. »genomgående 100% idealiskt utvecklade pollenkorn, alltså högt betydligt bättre pollen än den ena af stamföräldrarne och minst[1]) lika bra som den andra«. (*R. caesius* hat 90—100%, die Mutter aber nur 50% guten Pollen.) Ferner gilt Ähnliches für *R. caesius* ♂ × *thyrsoideus* ♀, wo die Mutter nur 1—5% tauglichen Pollen, der Bastard zwar wechselnden, aber doch immer in recht hohem Prozentsatze guten Pollen aufweist. Ich erinnere ferner an die älteren Beispiele in Kerners Pflanzenleben (II, S. 577), von *Nuphar intermedium* u. a., bei denen das Kind in manchen Gegenden fruchtbarer ist als die Eltern.

Daß die vegetativen Organe des Bastards kräftiger sind als bei den Eltern, daß sie »luxurieren«, erwähnten wir schon. Wir deuteten auch bereits an, daß wir aus dieser Tatsache noch nicht Rückschlüsse auf eine günstigere Gesamtentwicklung ziehen dürfen, sondern sie gerade mit den später sich einstellenden Schädigungen zusammen behandeln können, etwa wie Jost das mit seiner Vorstellung einer »Giftwirkung« meint. Das Vorhandensein einer größeren vegetativen Üppigkeit wird wohl heute kaum ernsthaft bestritten, wenn auch manche Autoren glauben, es sei bis zu einem gewissen Grade darauf zurückzuführen, daß die betreffenden Forscher ihre Bastarde besser pflegten als die »weniger interessanten« Eltern.

[1]) Gesperrt von mir.

Vom alten v. Gärtner[1] (30) an bis auf die neueren Zusammenstellungen wird das Charakteristikum des Luxurierens immer wieder erwähnt. — Gegen Josts Meinung könnte man nur dadurch bedenklich werden, daß die günstige stimulierende Giftwirkung so lange von der Befruchtung an vorhalten soll und erst bei der Keimzellbildung aufhören. Darauf kann man einmal außer den auf S. 112 gemachten Ausführungen antworten, daß, wie wir wissen, die sporogenen Gewebe die empfindlichsten sind, und dann kennen wir durch die eben erwähnte Arbeit von Lidforss nun ein schönes Beispiel, aus dem sich zeigt, daß auch schon während einer späteren Phase der vegetativen Entwicklung sich ein »giftiger« Einfluß zuweilen bemerklich macht[2]). Die besonders auf die Archesporzellen einwirkenden Gifteinflüsse der Bastardierung haben übrigens eine interessante Parallele. Strasburger (72) gibt an, daß die durch den Reiz von *Ustilago violacea* in ♀ Melandryum-Blüten hervorgerufenen Antheren erst nach Beginn der Archesporteilungen etwas von dem »Gifte« des Parasiten verspüren, niemals vorher, trotzdem der Pilz während des ganzen Wachstums der Pflanze in den Geweben war. Der Verf. fährt dann S. 665 fort: »Die Protoplasten der Pollenmutterzellen verquellen, ihre Zellkerne werden stark lichtbrechend, ihr Cytoplasma schrumpft zusammen und verschmilzt schließlich mit dem Kernklumpen«. Die vegetativen Gewebe ringsherum bleiben ganz unbeeinflußt. Alles somit ganz analog wie bei manchen sterilen Bastarden!

Schließlich wollen wir noch einige zoologische Daten anführen, die für Josts Vermutung sprechen. Schücking (67) zeigte, daß

---

[1] S. 526ff »über die luxuriierende Eigenschaft der Pflanzenbastarde sind alle Beobachter einig«.

[2]) S. 14. Bei *Rubus insularis* F. Aresch. ♂ × *polyanthemus* Lindeb. ♀, der übrigens guten Pollen aufweist, traten auf einer Menge Blätter gelbe Flecke auf, in denen die Zellen kolossale Stärkemengen aufgespeichert hatten, die offenbar wegen einer Stoffwechselstörung nicht fortgeschafft werden konnten. »Det är alltså icke kolsyreassimilationen, utan stärkelsens utvandringsförmåga, som blifvit hämnad eller upphäfd, och man torde väl ej taga miste, om man söker anledningen härtill antingen i däri, att produktionen af diastas förhindrats i de sjuka partierna af bladet, eller däri, att diastasens amylolytiska förmåga paralyserats genom något annat ämne. Jost har för ej länge sedan uttalat den förmodan, att den för många bastarder karakteristika pollensterilitet skulle förorsakas af ett slags intracellulär giftverkan, beroende därpå, att den ena artens plasma innehåller ämnen, som äro giftiga för den andras, och man kan med skäl uppkasta den frågan, om de ofvannämda sjukdomsfenomenen ej äro att hänföra till analoga orsaker«.

artfremde Plasmen (Seeigel- und Seesterneier) giftig aufeinanderwirken; ins Seewasser traten jedoch keine schädigenden Stoffe über. Und für uns verdient der Umstand besonderes Interesse, daß die Eier mit der relativ größeren Kernmasse die andern auflösten. In andern Fällen, wie bei den von Godlewski (33) beschriebenen, wirken die fremden Spermatozoen (Crinoiden) auf die Seeigeleizellen nicht tötend, auch nicht stimulierend, wohl aber hemmend ein (S. 613). Erinnern wir uns an die von R. Hertwig aufgestellte Hypothese, so werden wir hier nur eine geringe Verschiedenheit noch von der normalen Befruchtung haben. Normal wird durch die Hemmung gerade das harmonische Gleichgewicht erreicht; hier, wo zwei einander fremde Sexualzellen zusammentreffen, bewirkt die Hemmung den Ausfall notwendiger Organe (Skelettbildung). Und so gelangt Godlewski ganz im Sinne unsrer obigen Ausführungen zu dem Satze: »Die Entwicklungsfähigkeit scheint also das Resultat der Wechselbeziehungen zwischen beiden an der Befruchtung teilnehmenden Geschlechtsprodukten zu sein«.

Diesen Fällen, bei denen gegen das Ende der Ontogenese hin sich die durch die Bastardbefruchtung ausgelösten »Störungen« immer stärker bemerkbar machen, stehen indes auch gewisse Beispiele gegenüber, bei denen die Entwicklung gerade am Anfang, unmittelbar nach der Sexualzellcopulation, geschädigt ist. Es wird das z. B. da sich zeigen, wo sich ein starker Unterschied zwischen den Lebensbedingungen der beiden Eltern bemerkbar macht und nun für die erste Zeit, solange der junge Embryo noch im Samen ist, allein das mütterliche »Milieu« in Betracht kommt [s. z. B. Nägeli (57) S. 205, vor allem aber Abbado (1) S. 97 u. S. 272][1]. Wenn dieses auch mit dem Embryoaustritt aus dem Samen in gewisser Beziehung aufhört, können die Nachwirkungen doch so stark sein, daß sie bei den »kritischen« Phasen sich wieder zeigen. So sagt Abbado [(1) S. 272]: »che finchè il bastardo è unito al seme si trova in condizione di vita unilaterali; l'effetto di questo squilibrio si può far sentire anche sulle energie destinate a produrre gli organi sessuali,

[1] Die verschiedenen Lebensbedingungen sind häufig allein schuld, daß eine Hybridbefruchtung unmöglich ist. So sagt Focke [(29) S. 453] ganz allgemein, daß es schwierig scheine, Pflanzen aus verschiedenen Zonen zu kreuzen, oder selbst von sehr verschiedenen Standorten, und wenn es gelänge, so sei der Bastard steril. Und de Janczewski (42) führt speziell für Anemone an, daß diejenigen Species, die durch biologische Merkmale voneinander abweichen, unfähig sind, gegenseitige Bastarde hervorzubringen.

e più fortemente che sull' intero organismo . . È naturale che il nutrimento andrà a vantaggio esclusivo delle parti vegetative le quali diverranno più robuste svolgendo il maggior numero possibile d'energie adatte alle condizioni esterne, e colla lora rigogliosità daranno origine alla riproduzione agamica«. — Und Focke [(29) S. 464] betont, daß die Keimpflanzen bei Hybriden häufig schwächlich sind, später die Individuen aber sehr kräftig werden.

Die schädigenden Einflüsse, welche bei der Copulation der Geschlechtszellen von einander fremden Individuen sich gegenseitig bemerkbar machen, werden, wie Theoretiker und Praktiker ja schon seit langem wissen, ganz ebenso bei der Kreuzung von zu nah verwandten sich zeigen, nur daß meistens hier keine »Giftwirkungen« fremder Plasmamassen, sondern Steigerungen der während der eignen Ontogenese erworbenen Schädigungen dieses Resultat hervorrufen. Wir berühren damit die Frage der Inzucht und auch vor allem die neuerdings wieder viel erörterte Bedeutung der Selbststerilität. Nägeli (57), Darwin (15—17) u. a. hatten ja, um die Tatsache sicherzustellen, zur Genüge hierüber Ausführungen gemacht. Letzterer hat (z. B. 15. II. S. 243ff., 16. S. 443ff., 17. S. 208—211) eine genaue Parallele zwischen der Fruchtbarkeit der Bastarde und der heterostyler Pflanzen gezogen, wobei wir nur daran erinnern wollen, daß die Heterostylie eben als ein Mittel sich eingestellt hat, um Selbstbefruchtung zu vermeiden. Gerade die selbststerilen, eine Autogamie nicht besitzenden Pflanzen sind nun besonders geeignet, die Bedeutung der Unfruchtbarkeit aus dem Vorstellungskreise herauszurücken, in den sie durch einseitige Betrachtung der Bastard-Sterilität durch einige Cytologen gebracht war. So findet sich bei Darwin [(16) II. S. 446] schon der Satz: »Wir haben daher kein Recht zu behaupten, daß die Unfruchtbarkeit von Species, wenn sie zuerst gekreuzt werden, und von ihren hybriden Nachkommen durch irgendeine fundamental von derjenigen verschiedene Ursache bestimmt wird, welche die Unfruchtbarkeit der Individuen sowohl gewöhnlicher als heterostyler Pflanzen bestimmt, wenn sie in verschiedenen Weisen verbunden werden. Trotzdem weiß ich sehr wohl, daß es viele Jahre noch kosten wird, dieses Vorurteil zu beseitigen.« — Darwin hat, auch mit dem letzten Satze, Recht behalten!

Über direkte Giftwirkungen, die sich zwischen den eignen Geschlechtszellen einstellen, kennen wir schon seit längerem einige markante Beispiele. Jost z. B. [(44) S. 79] erwähnt noch neulich den Fall, der von Fritz Müller entdeckt wurde, wonach bei ge-

wissen brasilianischen Orchideen schon der Pollen und die eigne Narbe wie Gift aufeinanderwirken. Und so zeigen auch die experimentellen Erfahrungen des Straßburger Autors weiter, daß Selbststerilität bereits dadurch erreicht wird, daß nicht die Eizelle, sondern die Zellen, an die der Pollenschlauch zuvor herantritt, Stoffe ausscheiden müssen, die »giftig« wirken. Es würde uns natürlich zu weit führen, wenn wir die ganze Frage hier genauer besprächen. Für unsern Zweck genügt die Parallelsetzung zwischen Sterilität infolge einer »Giftwirkung« bei zu entfernt und einer solchen bei zu nahen Pflanzen. Sie war deshalb notwendig, weil wir bei letzteren doch sicher nicht sagen können, die Pflanzen hätten zu verschiedene Merkmalspaare, und daher können sich die entsprechenden nicht miteinander vereinigen, wie das bei den sterilen Hybriden angenommen worden ist.

Wenden wir uns jetzt zu solchen Erfahrungen, aus denen die Relativität der Sterilität klar hervorgeht. Wir haben bereits darauf hingewiesen, daß ♂ und ♀ Sexualzellen sich in ihrer »Taubheit« meist verschieden verhalten, und könnten hieran weitere Beispiele anknüpfen, die zwar selten sind, aber doch existieren, wonach sich die reciproken Kreuzungen bezüglich der Ausbildung ihrer Geschlechtszellen verschieden verhalten. Nur eins sei genannt: Hildebrand (41) beschreibt, daß die Kreuzung *Chamaedorea Schiedeana* ♀ × *Ch. Ernesti Augusti* ♂ normalen Pollen hat, dagegen die reciproke *Ch. Ernesti Augusti* ♀ × *Ch. Schiedeana* ♂ den Pollen in klumpigen Massen ausgebildet und nur in wenigen Körnern gut. Hier handelt es sich bei der Sterilität der letzteren somit sicher auch um »sekundäre« Einflüsse im Sinne Strasburgers (75).

In seiner klassischen Zusammenfassung unsrer vorliegenden Kenntnisse äußert sich de Vries (85) warnend darüber, daß wir eigentlich bei keiner einzigen Hybride wissen, ob wirklich eine prinzipielle Unmöglichkeit fertiler Geschlechtsorgane vorliegt. de Janczewski (42) gibt z. B. an, daß infolge von Knospenvariationen bei dem sterilen Bastard *Anemone silvestris* × *magellanica* gelegentliche Adventivsprosse beobachtet wurden, die völlig fertil waren. Und wir kennen eine Reihe von Daten über veränderte Sterilität oder Fertilität [z. B. bei Abbado (1) S. 212, Focke (29) S. 477 ff.] usw.): So tragen bei einigen Bastarden nur die ersten Blüten Samen, und die spätern sind völlig steril, während bei andern gerade das Entgegengesetzte gilt. Mitunter sind bei Pflanzen von längerer Lebensdauer sämtliche Blüten während der ersten Jahre steril, während von einem gewissen Alter ab sich einzelne Früchte ausbilden. Daß

die Blüten je nach der Saison verschieden fruchtbar sind, ist fernerhin von vielen bekannt. Cannon (11) hat diese auch cytologisch untersucht und gesehen, daß bei seinem fertilen Gossypiumbastard die im Anfang der Blütezeit gebildeten Antheren sich größtenteils normal teilten, während die Pollenmutterzellen der späteren Jahreszeit bei ihren Mitosen viele Unregelmäßigkeiten aufwiesen: Amitosen, degenerierende Archesporzellen, einige wenige Zellen mit zwei Kernspindeln anstatt mit nur einer, unregelmäßige achromatische Figuren, mit andern Worten so ziemlich das, was sich bei unsren — gänzlich sterilen Hybriden, wie z. B. bei *Syringa chinensis*, zeigte!

Gossypium ist neuerdings noch von Balls (5) untersucht, und die Vorgänge bei der »Kontabeszenz« der Antheren sind, soweit ich einem Referat in der »Bot. Gaz.« entnehme, genauer geschildert: die Pollenmutterzellen sterben entweder bald nach einer Synapsis ab, indem sich die einzelnen Chromosomen nicht mehr segmentieren oder erst nach der Tetradenteilung. Dies schließt sich an die grundlegenden Resultate von Famillier (23) an, der über normal verkümmernde Sexualorgane bei einer Reihe von Pflanzen gearbeitet hat. In »Staminodien« konnte dieser Autor alle Übergänge bis zu fertig entwickelten Antheren oder wenigstens einzelnen Fächern finden (*Cassia occidentalis*, *Salvia verticillata*, *Clarkia pulchella*, *Pulsatilla* spec., *Sparmannia africana*). Weniger scharfe Beispiele waren von der Entwicklung des Gynäciums zu entnehmen, da hier meist auch die Integumentzellen, also die rein vegetativen Gewebe, mit verkümmerten. Immerhin ist die Entwicklung hier nicht bloß gehemmt, sondern — durch die unzureichende Nahrung oder sonst welche Einflüsse — in Disharmonie gebracht, was wieder an die Verhältnisse bei den Hybriden näher anknüpfen würde. So entdeckte Famillier (S. 158), daß die Makrosporenkernteilungen in den verkümmernden Samenanlagen von *Viburnum Lantana* sogar über das normale Maß hinausgingen: es hatten sich hier bis zu 16 Kernen anstatt der normalen acht im Embryosack gebildet, alle an der Peripherie gelegen. Die merkwürdigen Kernverhältnisse in dem Pollen petaloider Antheren, auf die wir schon in Teil I unsrer Arbeit zu sprechen kamen, die Němec (58) beschreibt, könnten wir auch nochmals nennen.

Strasburger [(72) S. 694] gibt für die Samenanlagen von *Melandryum* an, daß, wenn die Pflanzen von Ustilago infiziert waren, sich die ersten Hemmungen nach dem Erscheinen des Embryosackes einstellen. »Die weitere Ernährung der Anlage hört auf, und ihre Zellen

nehmen nur noch an Größe, nicht aber an Inhalt zu. Daher sie weiterhin sehr plasmaarm erscheinen. Die Embryosackanlage schrumpft gleichzeitig zusammen.« Man könnte mit ganz denselben Worten die Verhältnisse bei manchem Bastard, z. B. bei der von uns studierten *Bryonia alba* × *dioica* (82), beschreiben.

Viele Pflanzen lassen von ihren aus den Reduktionsteilungen hervorgegangenen Abkömmlingen den einen oder andern normal verkümmern. Auch wenn wir nicht an die ♀ Organe denken, wo stets nur eine Spore sich schließlich entwickelt, sind davon Fälle bekannt gewoden. Juel (45) verdanken wir eine eingehende cytologische Untersuchung des ♂ Carex-Archespors, bei dem immer nur ein Pollenkorn aus der Tetrade infolge der Atrophie der drei andern hervorgeht. Und Wille (89) gibt eine lange Liste von Pflanzen, bei denen weniger als die normalen vier aus einer Mutterzelle hervorgehen (so z. B. häufig bei *Asparagus officinalis*, *Aconitum napellus*, *Syringa vulgaris*, *Convallaria multiflora* usw.), und ebenso andre, die überzählige Pollenkörner besitzen. Es führen z. B. oft:

5 Spezialzellen: *Prunus Cerasus*, *Ampelopsis hederacea*, *Symphytum officinale*, *Syringa persica* und viele andere.

6 Spezialzellen: *Cornus sanguinea*, *Fuchsia* spec., *Lonicera coerulea* usw.

7—14 Spezialzellen: *Fuchsia* sp.[1]), *Azalea indica* mit 8 und *Lonicera coerulea* mit 8—12.

Gates (31) meint, daß die meisten Pflanzen mit überzähligen Pollenkörnern aus der Willeschen Liste hybridverdächtig sind, wie mir scheint, mit Unrecht, denn er führt ja selbst ein von Miß Lyon

---

[1]) *Fuchsia* sp. ist jüngst durch R. Beer (7) cytologisch untersucht, eine vorläufige Mitteilung darüber findet sich in den Ann. of Botany 1907. Verfasser stellt fest, daß die überzähligen Kerne genau wie bei *Hemerocallis* oder von Hybriden, beispielsweise dem von mir untersuchten *Bryonia*-Bastard, sich bilden. Für die Pollen-Spezialzellen scheinen die Gesetze der Kernplasmarelation zu gelten. Vielleicht entschließt sich Beer, sein Studium auf gewisse *Fuchsia*-Bastarde auszudehnen, die besonders interessant sein müssen. W. G. Smith (69) hatte darauf aufmerksam gemacht, daß *Fuchsia procumbens* mit den übrigen Fuchsien keine Bastarde bilde, da ihre Pollenform total von diesen abwiche. Es ist aber Anderson-Henry (4) gelungen, einen in jeder Hinsicht intermediären Bastard zwischen *Fuchsia procumbens* und *virgata* und noch mit einer andern Hybride zu erzielen. Wie werden sich die Pollenkörner des Kindes verhalten?? Die Angabe von Smith, daß bei *Fuchsia splendens* zwei Drittel der Pollenkörner die Form von *Fuchsia procumbens*, ein Drittel die der übrigen Fuchsien habe, klingt zunächst etwas sonderbar, weist eventuell auf den Hybridcharakter dieser Art hin. Auch hier müßten genauere Untersuchungen einsetzen. —

beschriebenes Beispiel an, daß die sicher nicht hybride *Euphorbia corollata* 5—6 Pollenkörner aus einer »Tetrade« entstehen lasse. Wenn er aber annimmt, daß hier vielleicht eine nochmalige Teilung vorliege und die Mehrbildung nicht auf »versprengten Chromosomen« beruhe, so fehlt dafür doch vorläufig noch jeder Beweis. —

Zum Schluß dieses ersten Abschnittes seien ganz kurz die Hypothesen, die die Sterilität von einer Chromosomenrepulsion abhängig sein lassen wollen, aus historischem Interesse zusammengestellt.

Haecker [(38) S. 296], dem das unbestreitbare Verdienst gebührt, zuerst ein klares Schema aufgestellt zu haben, unterscheidet:

1) Vollkommene Affinität sämtlicher elterlicher Vererbungselemente (die in den Chromosomen gesehen werden) = konstante Bastardrassen;

2) Repulsion zwischen einer ♂ und einer ♀ Chromosomengruppe = Monohybride Mendelkreuzungen;

3) Repulsion zwischen mehreren ♂ und ♀ Chromosomengruppen = Polyhybride Mendelkreuzungen;

4) Repulsion sämtlicher ♂ und ♀ Chromosomengruppen = Unbestimmte Kombinationsmöglichkeit;

5) Repulsion zwischen den Gonomeren selber = Unfruchtbare Bastarde.

Allen [(3) S. 247—254] drückt seine Ansichten in folgender Form aus:

1) Es existiert eine »complete fusion in pairs«, nicht nur der Chromosomen, sondern auch ihrer intimsten Einheiten. Durch Reduktionsteilung würden hier alle Keimzellen völlig gleich bleiben.

2) Die Fusion ist nicht durchweg so intim, an gewissen Stellen bleiben die beider-elterlichen Idioplasmen unverbunden. Die Keimzellen enthalten Idioplasma in verschiedenen Kombinationen.

3) Es erfolgt nur ein Anlehnen, aber keine tatsächliche Fusion der Keimplasmen und eine ganz willkürliche Mischung der nicht zu Einheiten verbundenen Idioplasmen in den Keimzellen. — Die Mendelspaltungen werden im Sinne von Haecker mit dieser Anschauung verknüpft, nur daß Verf. nicht von ganzen Chromosomen, wie der Stuttgarter Zoologe, spricht.

Fall 1 und 3 sind nur Grenzfälle von 2, der sich am häufigsten finden wird.

4) Daß die Chromosomen selbst die Einheiten sein sollen, erscheint Allen vielmehr sehr unwahrscheinlich.

5) Die nicht miteinander verschmelzenden Idioplasmen können sich trotzdem, vielleicht auf chemischem Wege, beeinflussen, so daß die bei den Reduktionsteilungen sich voneinander trennenden Erbsubstanzen dann nicht mehr dieselben wie früher sind.

6) Auch könnten die Idioplasmen ganz rein getrennt werden, so daß völlig reine Gameten entständen. Dieser extremste Fall scheint dem Verf. bis jetzt nirgends nachgewiesen.

Und drittens seien noch die Leitsätze von Gross (36) in schematischer Anordnung vorgeführt. Der Verf. unterscheidet:

Für Fluktuation. Harmonie der Determinanten.	Für Mutation. Exklusivität der Determinanten.
1) Affinität vollkommen. Intermediäre fruchtbare Bastarde. Varietät.	1) Affinität vollkommen. Irreguläre Spaltung der Bastarde (oder Konstanz). de Vriessche Mutanten.
2) Repulsion der Idanten. Intermediäre unfruchtbare Bastarde. Species.	2) Repulsion der Ide. Dominanz und reguläre Spaltung der Bastarde. Mendelsche Mutanten.
3) Repulsion der Gameten. Fruchtbarkeit aufgehoben. Genus.	3) — —

Die Chromosomen werden dabei ausdrücklich als Idanten betrachtet, einzelne distinkte Teile in ihnen als Ide. Ein strenger Unterschied zwischen »fluktuierenden« und »mutierenden« Formen mit Harmonie und Exklusivität der »Dominanten« scheint uns bei dem Grossschen Schema vor allem verfehlt zu sein. Denn wir müßten dabei wieder alles aufgeben, was wir durch den Ausbau der Mutationslehre als positiven Gewinn für das Verständnis der Artbildung gesichert glaubten. Daß übrigens Gross bei dem uns in erster Linie interessierenden Falle der Hybridsterilität ganz den Bahnen Haeckers folgt, betont er noch S. 555 besonders: Haeckers Hypothese »hat schon an und für sich große überzeugende Kraft. Man kann in der Tat die Unfruchtbarkeit der Bastarde durch keine andre Annahme so einfach und so in Einklang mit unserm ganzen Wissen von der Vererbung erklären.«

Wir haben oben ausführlich unsre entgegengesetzte Ansicht ausgeführt, und wir werden alle die auf Haeckers, Allens und Gross'

Anschauungen aufbauenden Theorien so lange völlig zurückweisen, bis die geforderte Repulsion irgendwo auch wirklich tatsächlich aufgefunden ist. Das Beispiel von *Syringa chinensis* wird man nach unsern neueren cytologischen Erfahrungen jedenfalls nicht mehr als Stütze heranziehen können.

Gregory [35] hatte gleich uns, wie wir bereits in einer unsrer früheren Arbeiten (82) angaben, die Haecker-Allenschen Vorstellungen abgelehnt. Und neuerdings äußert sich Gates [(31) S. 104] noch folgendermaßen: »Thus it appears that the cause (scil. of sterility) must be sought in some more wide-spread phenomenon in the hybrid, causing general lack of nutrition of the parts which degenerate.« Er weist auch darauf hin, daß die Annahme einer »incompatibility« der beiden elterlichen Chromosomen nicht die Degeneration der Tapetenzellen bei *Oenothera lata* erklären kann, die ganz genau so wie bei den eine Synapsis durchlaufenden Archesporzellen vor sich geht. Und doch kommt er eine Seite weiter wieder auf eine eventuelle Bedeutung der Chromosomenunverträglichkeit für das Sterilwerden zurück. Es ist das wohl ein schöner Beweis dafür, daß die Haeckersche Hypothese etwas ungemein Bestechendes für jeden hat, der sich mit diesen Fragen beschäftigt, und daß sie so viele Forscher gewissermaßen in einen Bann zwingt. Ich will nicht verfehlen, auch meinerseits zu erklären, daß ich längere Zeit ein Anhänger der Hypothese war und mich nur entschlossen habe, sie fallen zu lassen, weil die cytologischen Bilder uns selbst bei absolut sterilen Bastarden keine oder doch lange nicht genügende Anhaltspunkte dafür ergaben.

2. Über die Beziehungen zwischen Mendelspaltungen und Reduktionsteilung.

Die von Haecker und Allen vertretene Hypothese ist, wie wir eben sahen, auch herangezogen worden, um den Vorgang der »Mendelspaltungen« zu erklären, um so mehr als man in cytologischen Kreisen wohl fast allgemein glaubt, daß es sich bei ihnen um eine völlige Abtrennung von bestimmten Teilen des Idioplasmas handele, die als Träger der einzelnen »Merkmale« anzunehmen seien. Es war sehr natürlich, daß man dabei den Vorgang der Spaltung mit der Reduktionsteilung zusammenbrachte, da man hier ja sah, daß je die Hälfte der Chromosomen völlig ungeteilt auf die Tochterkerne überging. Es darf jedoch nicht vergessen werden, daß ein wirklicher

positiver Beweis, daß die Träger der »Merkmale« nach gewisser Gesetzmäßigkeit aus den Gameten entfernt sind, nicht erbracht werden konnte. Ja, es ist nicht einmal absolut sicher, daß die Spaltung der Eigenschaften nur durch die heterotype Mitose erreicht wird.

Das in der KJELLMAN-Festschrift von ROSENBERG (64) angeführte Beispiel, daß in manchen Fällen von den vier Tetradenzellen im jungen Pollen bei *Drosera rotundifolia* × *longifolia* zwei die Form des Pollens von einem, zwei die von dem andern Elter aufweisen, ist zurzeit noch das beste Beweismittel. Aber auch hier handelt es sich streng genommen nicht um eine Spaltung der Eigenschaften.

Denn wenn unter Umständen die beiden elterlichen Chromosomen sich gegenseitig nicht beeinflußt haben und sich darauf in der Reduktionsteilung ganz reinlich voneinander scheiden, so muß nach dem Gesetz der Kernplasmarelation, das nach allem, was man weiß, eine allgemeine Gültigkeit besitzt, die zugehörige Plasmamenge und die Form der Zelle von den rein elterlichen Chromosomen bestimmt sein. Ob aber irgendwelche andre elterliche Merkmale damit ebenso rein geschieden sind, wissen wir nicht, und da wir von dem Bastard eine zweite Hybridgeneration nicht kennen, ist es auch nicht zu erweisen. Zudem scheinen andre Pflanzen sich auch anders zu verhalten wie die Drosera-Hybride. Wenigstens erwähnt BATESON [(6) S. 396], daß der Pollen eines Bastards zwischen einer Lathyrus-Rasse mit runden und einer mit langen Pollenkörnern in der ersten Generation nur aus langen Körnern besteht und erst in der folgenden auf drei lange ein kurzes erkennen läßt. — Von Interesse wäre eine Untersuchung des von uns schon einmal erwähnten Fuchsiabastards (s. S. 119 Anm.).

Wir kennen nun aber einige Einwände gegen die Annahme einer Abtrennung von Merkmalen in der Reduktionsteilung, die meines Wissens von cytologischer Seite bisher nicht genügend berücksichtigt sind, und die man erst entkräften müßte, ehe diese Hypothese weiter diskutiert werden darf[1].

Zum ersten, wir haben Merkmalsspaltungen nicht nur bei Bildung der Sexualzellen, sondern auch in vegetativen Organen. Im Teile I unsrer Arbeit wiesen wir auf die merkwürdige Tatsache hin,

[1] Wie ich einem Referat aus dem Bot. Centralbl. entnehme, spricht auch MORGAN (55) vorsichtig bei der »purity« der Gameten nur von »dominance over latency«!

daß bei dem behandelten Fliederbastard mit der Anlage der Blüten entweder der eine oder der andre Elter rein ausgeschaltet werden kann. Wenigstens gleichen die Blüten von *Syr. chinensis* völlig denen von *S. persica*, die von *Syr. correlata* nach Alex. Braun ebenso denen von *S. vulgaris*. Und dann existiert eine große Fülle der sogenannten »Knospenvariationen«, für die schon Weismann [(87) Bd. II, S. 160], Jost [(43) S. 466] und Bateson [(6) S. 408—409] die Notwendigkeit erbungleicher Teilungen fordern, wenn solche bei den Reduktionsspaltungen angenommen werden. Der Straßburger Autor macht weiterhin darauf aufmerksam, daß die Spaltungen »nicht auf die Derivate einer einzelnen Zelle beschränkt sind, sondern in vielen Zellen gleichzeitig auftreten. Die Spaltung wäre also hier gar nicht an die Zellteilung geknüpft, und es müssen offenbar in fertigen Zellen noch nachträgliche Anlagen vernichtet werden können«.

So lange aber bei diesen vegetativen Spaltungen keine Reduktionsteilungen nachgewiesen sind (und es müßte im Anschluß daran wieder eine Verdoppelung der Chromosomenzahl eintreten!), dürfen wir hier nicht damit rechnen. Die Chancen, heterotype Mitosen in vegetativen Geweben zu entdecken, sind zurzeit nicht gerade glänzende, nachdem auch die von einigen englischen Autoren in malignen Tumoren hierfür gehaltenen Kernbilder einfach auf typische Kernteilungen zurückgeführt sind [s. Strasburger in seiner »Ontogenie der Zelle« (76.) S. 83—84][1]).

Also, wenn wir in den vegetativen Organen keine Reduktionsteilungen bei der Spaltung von Merkmalen haben — und den Gegnern unsrer Ansicht fällt die Beweislast zu —, so müssen wir bekennen, daß das gleiche ja auch für die sexuelle Sphäre gelten könnte. Es ließe sich allerdings vielleicht der Einwand machen, die vegetativen Spaltungen seien weniger »rein« als die sexuellen. Soweit wir aber wissen, besteht auch hierin kein Unterschied. Vielleicht mag es mir gestattet sein, auf einen Fall einer vegetativen Spaltung an dieser Stelle näher einzugehen, der wohl nicht neu ist [s. z. B. Darwin (15) I, S. 482], den ich jedoch von eigenem Ansehen kennen gelernt habe. In der weitberühmten Gärtnerei von Rovelli in Pallanza am Lago Maggiore wurde ich zu Ostern 1906 darauf aufmerksam gemacht, daß an Camellien, die rosa und weiße Blüten

[1]) Siehe vor allem Strasburgers neuestes Werk: Über die Individualität der Chromosomen und die Pfropfhybriden-Frage. Pringsh. Jahrb. f. wiss. Botan. Bd. 44 S. 482–555, Taf. 5–7. 1. Fig. 1907.

hatten (*C. tricolor Sieboldi* und zahlreiche gefüllte Varietäten), einzelne Zweige hervorsproßten, deren Blüten nur eine Farbe aufwiesen und diese auch behielten, wenn sie für sich als Einzelindividuen weiterkultiviert würden. Warum erschien dann z. B. das Merkmal »weiß« plötzlich verschwunden und warum prävalierte plötzlich das Merkmal »rot«? Soweit ich in der cytologischen Literatur sehe, ist allein ihr Altmeister Strasburger [(75) S. 68] auf diese Schwierigkeit in der Erklärung näher eingegangen. Wenn er mit Recht meint, daß »aus unbekannten Ursachen« die Chromosomen der einen Art so das Übergewicht über die der andern erhalten können, daß sie »die Entstehung von Sprossen veranlassen, welche in den Typus des einen Elter mehr oder weniger vollständig einzulenken vermögen«, so könnte man doch dieselben Worte auch für die Spaltungen bei der Reduktionsteilung anführen!

Das von mir eben herangezogene Beispiel mit den gestreiften Blüten weist zudem noch besonders deutlich auf die nahen Beziehungen zwischen den beiderlei Spaltungen hin. Sowohl de Vries [(85) I, S. 494] als auch Correns [(13) S. 74] bemerken, daß gerade von gestreiftblütigen Pflanzen bei Selbstbestäubung stets einige Prozent einfarbige auftreten. Und hier würde man doch nicht Bedenken tragen, die Spaltung in die Reduktionsteilung zu legen!

Auch außer den Pfropfbastarden ist es von Hybriden bekannt, daß [Darwin (15) I, S. 504] sie durch Knospenvariation zu ihren Eltern zurückkehren: So bei *Tropaeolum minus* × *maius*, bei *Cereus speciosissimus* × *phyllanthus*. Ich habe einmal, wie ich früher darlegte (78), bei dem sonst niemals blühenden Bastarde *Berberis vulgaris* × *Mahonia Aquifolium* einen Rückschlag zu *Berberis vulgaris* im Heidelberger botanischen Garten gesehen. (Leider ist der ganze Strauch inzwischen eingegangen.) Und de Vries [(85) Bd. II, S. 674] gibt zwar zu, daß solche reinen Rückschläge zu einem Elter selten sind, weiß aber doch auch einige anzuführen, nach eigner Erfahrung bei *Veronica longifolia* × *V. longifolia alba*, nach Naudin bei *Datura Stramonium* × *D. laevis*, nach Sageret bei *Brassica spec.* × *Rapus spec.*, nach Focke bei *Anagallis phoenicea* × *coerulea* u. a. m. Auf S. 680 meint er noch besonders: »Zahlreiche in der Literatur beschriebene Beispiele von Knospenvariationen stellen ohne Zweifel solche vegetative Bastardspaltungen dar«.

Auch dürfen die Erfahrungen nicht außer acht gelassen werden, die Cannon [(11) p. 143] zusammenstellt, daß Hybriden in verschiedenen Lebensstadien sich ganz verschieden bezüglich der Dominanz

oder Recessivität der elterlichen Merkmale verhalten können. Soll das Erlangen des Übergewichts über das entsprechende korrespondierende Merkmal etwa jedesmal mit einer erbungleichen Teilung zusammenhängen? —

Der zweite Einwand, den wir gegen die allgemein verbreitete Hypothese vorzubringen haben, besteht darin, daß in Gameten, die in bezug auf ein bestimmtes Merkmal ganz rein sein sollen, doch wieder das abgespalten geglaubte sich plötzlich zeigt. Wir kennen die hierher gehörigen Daten durch die Untersuchungen von Tschermak über die »Kryptomerie« (83, 84). Gewiß nicht durch Zufall offenbaren sich die kryptomeren Formen infolge von Bastardbefruchtung. Steht man auf dem Boden etwa der Ausführungen von Gross (36), der die Dominanz, Recessivität und Prävalenz cytologisch zu erklären gesucht hat, so dürfte man nur sagen, Kryptomerie wird da eintreten, wo die Gameten »fast rein«, aber nicht »völlig rein« sind, und noch zu einem kleinen Prozentsatze die »abgespaltene« Anlage enthalten. Es würde dann eines ganz außerordentlichen und überaus unwahrscheinlichen Zufalles bedürfen, wenn nur gerade die Gameten eine Bastardverbindung eingehen, welche in ihren Chromosomen noch etwas recessive Merkmale besitzen. Es sagt Tschermak [(83) S. 329] ausdrücklich: »Nicht selten erweisen sich nur ganz bestimmte fremde Rassen als geeignet zur Aktivierung des Merkmals, welches in der kryptomeren Form schlummert. So gibt nur Kreuzung einer glattblättrigen und einer behaartblättrigen weißen Levkoienrasse violette Hybriden, nicht aber Kreuzung zweier weißer Rassen, welche im Charakter ihrer Blätter übereinstimmen«. Und weiter S. 330: » . . können wir wohl die Erkenntnis als gesichert bezeichnen, daß eine gesetzmäßige Manifestation von latenten Merkmalen durch Fremdkreuzung ausgelöst werden kann«. Wie sollen wir da mit der Hypothese von Gross oder irgend einer andern ähnlichen eine Erklärung anzubahnen versuchen? Die Folgerung scheint mir vielmehr die zu sein: die »abgespaltenen« Merkmale sind gar nicht aus den Gameten fort, und sie können sich nur aus irgendeinem uns unbekannten Grunde nicht manifestieren![1].

Zum Schluß sei noch auf das hübsche Beispiel verwiesen, das Correns [(12) S. 89] als Beweis dafür anführt, durch welche Zufäl-

[1] Auch die Resultate von Miss Saunders (cit. bei Lotsy [51] S. 114) wären hier anzuführen, wonach unter Umständen der Abkömmling aus zwei miteinander gekreuzten Individuen, die nur noch recessive Merkmale haben sollen, plötzlich wieder das dominierende zur Schau trägt!

ligkeit zuweilen ein »dominierendes« Merkmal ein recessives verdrängen kann. »Wir wissen . . ., daß bei den Erbsen die grüne Farbe der Cotyledonen recessiv, die gelbe dominierend ist. So gut wie durch die Bestäubung der Blüte mit dem Pollen einer gelbkeimigen Erbse, werden die grünen Folger-Erbsen auch dadurch in gelbkeimige verwandelt, daß eine Larve (des Erbsenkäfers?) daran frißt. Das Gelbwerden beruht natürlich nicht auf der Entfaltung einer latenten ‚gelben' Anlage, sondern auf einem auf die ‚grüne' Anlage ausgeübten Reiz, wohl einer chemischen Einwirkung«.

Der dritte und letzte Einwand, den wir gegen die Annahme einer Anlagenabspaltung bei der Reduktionsteilung zu machen haben, besteht darin, daß auch gewisse Anlagen oder Eigenschaften mendeln, für die distinkte Erbsubstanzträger nicht angenommen werden können. Es ist das Verdienst von Klebs [(46) S. 301, (47) S. 221], die prinzipielle Bedeutung dieser Tatsache erkannt zu haben. »Noch deutlicher offenbart sich die Unzulänglichkeit der Annahme einer völligen Spaltung in dem von Correns beschriebenen interessanten Falle von *Hyoscyamus niger*. Correns kreuzte eine einjährige und eine zweijährige Rasse dieser Pflanze und beobachtete eine typische Mendelsche Spaltung dieser Merkmale in der zweiten Generation. Nach manchen Erfahrungen haben die einjährigen Pflanzen die Fähigkeit, zweijährig zu werden, sicher ist jedenfalls die Fähigkeit der zweijährigen, einjährig zu werden. Eine Abspaltung dieser Fähigkeit ist gar nicht denkbar, abgespalten können nur gewisse Bedingungskomplexe werden, infolgedessen unter den üblichen Gartenbedingungen die betreffenden Fähigkeiten nicht zur Verwirklichung kommen; unter andern Umständen kann das sehr wohl geschehen. Diese Bemerkungen sollen keine Erklärung bedeuten, sondern nur Klarheit schaffen. Wir haben nicht die leiseste Ahnung von den physiologischen Begriffen, die bei der Spaltung tätig sind«.

Wir wissen ferner, daß auch das »Befallenwerden« von Rostpilzen oder andern Parasiten eine Eigenschaft ist, die mendelt. Eine Immunität gegen Pilzeindringen kann aber ganz unmöglich als ein Merkmal aufgefaßt werden, das an distinkte Pangene gebunden ist. Dies betont ausdrücklich z. B. der englische Mykologe Salmon [(66) S. 382]: »When we seek to discover the nature of immunity — that is, to ascertain exactly in what manner the constitution of a plant enables it to resist disease — we find, by using certain cultural methods . . ., that it is possible to demonstrate that immu-

nity in no way depends on any structural or anatomical peculiarities« (von mir gesperrt!).

Die Schwierigkeiten für die Anhänger aller »Corpusculartheorien« steigern sich noch, wenn wir nach korrespondierenden Paaren von Anlagen suchen. Wie Fick [(27) S. 107] mit Recht hervorhebt, ist es z. B. unmöglich, für die »geistigen Anlagen« des Menschen oder Gewohnheiten in den Bewegungen solche zu finden. Und diese Beispiele könnten wir leicht beliebig vermehren.

Einen ähnlichen Fall für *Lathyrus*, bei dem die Sterilität selbst ein mendelndes Merkmal ist, hat bekanntlich Gregory (35) cytologisch untersucht. Weiter hat Biffen (9), wie ich einem Referat im Bot. Centralbl. entnehme, eine ganze Reihe von Fällen für Hordeum aufgeführt, in denen Sterilität mendelt, und zwar in einigen als recessives, in andern als dominierendes Merkmal.

Ich meine, unsre letzten Ausführungen, bei denen ich mit Absicht möglichst die Autoren, die die Einwände gemacht haben, selbst zu Worte kommen ließ, zwingen uns zu dem Satze, daß bei den Reduktionsteilungen keine wirkliche Abspaltung von Merkmalen, sondern nur ein Latentwerden eintritt. So meint auch Fick [(26) S. 218 ff.]: »Wir könnten ebensogut annehmen, daß die »rote und die weiße Determinante« in einem und demselben Chromosom und in jeder Geschlechtszelle enthalten ist, und . . . sagen, daß bei einem Viertel der Bastardabkommen die Rot-, bei einem andern Viertel die Weißblühanlage herrschend geworden, bzw. verkümmert ist und dadurch zwei Viertel der betreffenden Abkömmlinge reinrassig geworden sind«. Und Klebs [(47) S. 220] sagt: »Nach meiner Überzeugung kann die Fähigkeit (Potenz) zu dem Merkmal nicht verschwinden, sie bleibt vorhanden, wenn auch die Verwirklichung vielleicht infolge Änderungen der spezifischen Struktur schwierig werden kann. Verändert in verschiedenem Grade bis zum völligen Verschwinden werden in erster Linie die für die Verwirklichung der Potenzen nötigen inneren Bedingungskomplexe«. (Man denke nur wieder an das hübsche Beispiel vom »Erbsenkäfer«.)

Diese Erkenntnis führt uns unzweifelhaft wieder einen Schritt rückwärts, denn wenn wir die »Corpusculartheorien« aufgeben, so vermögen wir uns überhaupt zurzeit keine Vorstellung von dem Latentwerden der »Merkmale« bei der »Spaltung« zu machen.

Man mißverstehe uns aber nicht, es liegt uns absolut fern zu behaupten, daß die Spaltung in die aktiven und latenten Merk-

male nun gar nichts mit den Reduktionsteilungen zu tun hat. Im Gegenteil, daß sie für gewöhnlich zusammenhängen, scheint durch die Proportionen bei den Mendelspaltungen (1 : 1 : 2) gesichert zu sein. Wir dürfen wohl schließen, daß Umänderungen im Idioplasma bei diesen von allen andern Teilungen abweichenden Mitosen vorgehen, die die »Spaltung« bedingen. Nur darf man sie nicht in dem Unterbleiben der Chromosomenhalbierung suchen, denn ganz die nämlichen Spaltungen zeigen sich, wie wir sahen, auch in vegetativen Zellen mit »typischen« Kernteilungen. Es handelt sich um Umlagerungen in den Erbsubstanzen, die für gewöhnlich nur bei den heterotypen, unter bestimmten, von uns nicht präzisierbaren Umständen, außerdem bei den typischen einhergehen [s. auch Fick (27) S. 117]. Die Ansicht von Driesch [(21) S. 105], daß Mendelspaltungen und Reduktionsteilungen wenig zusammenpassen, erscheint uns demnach nicht zu Recht zu bestehen.

3. Über die Annahme besonderer Erbsubstanzen und ihre Beziehungen zu den Chromosomen.

Daß nicht alle und jede Teile des lebenden Zelleibes für die Vererbung wichtig sind, sondern daß im Gegenteil viele Inhaltsstoffe existieren, die nur zufällige Bedeutung haben, ist von vornherein sicher. Diese Tatsache berechtigt uns also schon, gewisse Stoffe als »Erbsubstanzen« von den andern zu scheiden. Es fragt sich, wo wir die Grenze zwischen beiden zu ziehen haben. Nägeli ließ für sein »Idioplasma« die Entscheidung darüber ganz offen, ob es nur im Plasma, ob nur im Kerne sich findet. Jedem Cytologen ist weiterhin bekannt, wie infolge der eigenartigen Umformungen der färbbaren Bestandteile des Kernes bei den Mitosen die Hypothese auftrat und von der überwiegenden Mehrzahl der Forscher angenommen wurde, daß allein der Kern, speziell die färbbaren Bestandteile, die wir unter dem Namen Chromatin zusammenfassen, dieses Idioplasma enthalte. Dieses dachte man sich dann, fasziniert durch den großartigen Bau, den Weismann in seiner »Keimplasmalehre« schuf, als ein Kompositum von räumlich getrennten, mosaikartig nebeneinanderliegenden kleineren Einheiten, die charakteristisch für die Hervorbringung der einzelnen getrennten Merkmale sein sollten. Bereits in dem vorigen Abschnitte sahen wir jedoch, daß es Merkmale gibt, die wir uns nicht an einzelne Komplexe des Idioplasmas gebunden denken können und die doch gleichwohl so mendeln wie

alle die übrigen Merkmale, für die eine besondere räumliche Anordnung in der »Erbsubstanz« wir ohne Schwierigkeit auszudenken vermögen.

Alle Corpuscularlheorien schienen zudem den Vorteil zu bieten, den Verlauf der Ontogenese uns verständlich zu machen, sei es, daß man annahm, auf die Einzelzellen würden nur noch gewisse Anlagen verteilt, sei es, daß man glaubte, jede Zelle besäße alle, eine Anlage würde getrennt von den übrigen »aktiviert« und so der Zelle ihren Charakter aufdrücken.

Wie die Anlagen in die »gerade passenden« Zellen kommen, wurde wohl von der überwiegenden Mehrzahl der Zoologen und auch von einem größeren Teil der Botaniker »rein mechanistisch« durch das Vorhandensein irgend eines »maschinellen Geschehens« erklärt. Demgegenüber wies Driesch mit Überzeugung darauf hin, daß ein solches ganz unmöglich sei, und auch ich (81) habe mich nicht gescheut, im Anschluß an den scharfsinnigen Heidelberger Zoologen das gleiche anzunehmen. Jüngst hat die gegnerische Seite gesprochen, und es ist ungemein interessant, daß Detto (18) in seiner so klaren Abhandlung über die Frage bis ins einzelne hinein bewiesen hat, daß man aus keiner einzigen Corpuscularlheorie heraus an sich, ohne die Annahme besonderer Energiewirkungen, den Verlauf der Entwicklung bestimmen könne Ebensowenig wie wir uns die »Affinität« der Atome erklären können, so müssen wir auch bei dem typischen Aufbau lebender Körper die Anordnungsfolge der einzelnen Grundelemente, also hier der Zellen, als gegeben hinnehmen. Rein mechanisch können wir wohl die Einzelleistungen, aber nie die Entwicklungsfolge in einer bestimmten Richtung ergründen. Durch die Lektüre der Dettoschen Arbeit bin ich immer skeptischer darin geworden, ob wir letzteres überhaupt jemals werden einsehen können, ob wir nicht immer wieder bestenfalls ad hoc geprägte »Erklärungen« einführen, die nur als »rein empirisch-analytische Bestimmungen der Besonderheit des organischen Geschehens« brauchbar sind. Ist dem so in der Tat, so haben wir vielleicht in allen Problemen, die Dinge umfassen, welche physikalisch-chemisch nicht erklärbar sind, solche vor uns, die niemals Gegenstände der Naturwissenschaft sein können, also aus allen unsern Untersuchungen als »unerklärlich« auszuscheiden haben!

Wenn schon zu einer »Erklärung« der Ontogenese, d. h. der Richtung, in welcher sich der Organismus weiterentwickelt, die Statuierung besonderer räumlich voneinander getrennter Pangene im

Idioplasma nicht ausreicht, so scheint auf eine ganz andre Weise ebenso sicher die Gewißheit sich zu ergeben, daß wir überhaupt mit der Annahme einer jeden »extensiven« Mannigfaltigkeit in die Irre gehen. Schon die oben referierten Daten über die bisher noch nirgends erreichte tatsächliche Abspaltung ihrer Merkmale läßt doch heutzutage bereits mehr als früher die Frage gerechtfertigt erscheinen, ob das Idioplasma zerlegbar und nicht vielmehr eine »intensive« Mannigfaltigkeit im Sinne von Driesch sei. Herbst (39) hat begonnen, die Frage experimentell in Angriff zu nehmen. Er versuchte, durch Schwächung der Erbsubstanzen eines Elters diese ganz im Kinde zu unterdrücken und nur die des andern, ungeschwächten Elters zur Geltung kommen zu lassen. Das Resultat war aber das, »daß (S. 288—89) die mit der Befruchtung gegebenen Nachkommen neue Ganze bilden, die zwar in ihren Merkmalen durch äußere Einflüsse mehr oder weniger abgeändert, aber nie in ihre Bestandteile zerteilt werden können.« — Sollte es auch in Zukunft nicht gelingen, eine künstliche Zerlegung des Idioplasma herbeizuführen, so kämen wir zu der bereits von Herbst und Fick (27) gezogenen Konsequenz, daß (39) »für jeden Organismus eine spezifische chemische Verbindung« existiert, »von welcher die Ausgestaltung des Organismus abhängt.« Man braucht nur anzunehmen, daß bei der Bildung der Geschlechtszellen diese Verbindung (Ficks »Individualplasma«) in ihre Bestandteile dissoziiert, welche dabei aber einzelne Atome oder Atomgruppen untereinander austauschen, so daß so viele verschiedene, in verschiedenen Keimzellen enthaltene Stoffe entstehen, als Kombinationen zwischen den differierenden Merkmalen der copulierenden Eltern möglich sind. — Gehen wir damit auf das uns in erster Linie interessierende Problem zurück, so müßte die Vorstellung von de Vries, von der wir oben (S. 113) sprachen, daß von der »Anzahl der differierenden Anlagen« der beiden Idioplasmen der Grad der Sterilität eines kindlichen Organismus abhänge, demnach dann so verändert werden, daß man die Unfruchtbarkeit bestimmt sein läßt durch den Grad der sterischen Verschiedenheit zwischen den Molekularstrukturen der elterlichen »Individualplasmen«.

Wir dürfen aber bei allem nie vergessen, daß eine »spezifizierte Formbildung« allein aus einem chemisch spezifischen Stoffe ebenso wenig erklärt werden kann wie vorhin aus dem Mosaik Weismannscher Corpuscula heraus. Der Ablauf der Ontogenese ist uns rein chemisch genau so unerklärbar wie maschinell. (Driesch 22). Eine Erklärung ist auch noch nicht gegeben, wenn wir die Mittel ge-

nauer als heutzutage kennen, deren sich die Anlagenentfaltung bedient. Wie Driesch (21) zugibt, können diese im Kerne liegen (S. 104); ob sie sich dabei aus »mehreren Einzelmitteln, etwa Enzymen, zusammensetzen oder nicht, das ist zurzeit ganz indiskutabel, und so mag denn hier nur bemerkt sein, daß auch, falls gegen meine Ansicht die Boverische Auffassung der Chromosomen als verschiedenwertiger Gebilde Recht bekommen sollte, damit nur eine verschiedene Verteilung von Mitteln der Formbildung auf sie nachgewiesen wäre.«

In cytologischen Kreisen haben sich diese von »Entwicklungsphysiologen« gemachten, meines Erachtens überzeugenden Ausführungen bis jetzt noch nicht durchgesetzt. Gerade wenn man bei gut fixierten Objekten oft mit wunderbarer Klarheit einzelne distinkte Körnchen oder Gruppen von Körnchen sieht, und dazu in bestimmter charakteristischer Anordnung, dann versteht man nur zu leicht, wie schwer es allgemeinere Sätze haben, abgeleitet aus Gebieten, die vom Zellforscher weniger gepflegt werden, die verführerischen Vorstellungen zurückzudrängen, die diese kleinsten uns sichtbaren mikroskopischen Gebilde und ihre Lage im Raume als nichts Zufälliges ansehen, sondern ihnen große Wichtigkeit für das Idioplasma, die Erbsubstanzen, beimessen. Und doch bemerken wir hier, wenigstens auf botanischer Seite, eine Reaktion. Mit dem bekannten Werke von Alfred Fischer (28) setzte sie etwas »temperamentvoll« ein und, wie wir jetzt wohl sagen dürfen, schoß dabei weit übers Ziel. Der Baseler Forscher hatte womöglich alle unsre besten Strukturen, also auch die hier zur Diskussion stehenden, als Fällungsbilder zu erklären gesucht, hervorgerufen durch unsre Fixierungsflüssigkeiten. Es ist jedoch — um von andern abzusehen — von Berg (8) darauf der Einwand gemacht, daß Fischer die Tatsache übersehen hat, daß im Leben schon die Eiweißstoffe nicht gelöst, wie er meint, sondern zum großen Teile bereits »fest«, gefällt, vorhanden sind. Die gelöst gebliebenen Stoffe würden allerdings »unnatürlich« durch Osmiumsäure, Platinchlorid und alle unsre sonstigen »guten« Fixierungsmittel ausgefällt, aber diese sind nur in verschwindender Menge da und können das Bild nicht stören. Alles andre wird durch die Fixierung so erhalten, wie es im Leben war.

So wies Berg darauf hin, daß bei Zusammentritt von Nucleinsäure und Protamin (woraus das Sperma einiger Fische bis zu 96% besteht) Fällungen schon im Leben entstehen müssen! Dies Beispiel wird aber für uns noch besonders lehrreich, denn niemand möchte behaupten wollen, daß wir die bei den Fällungen entstehenden

Granula als geformte Träger von Erbsubstanzen ansehen dürfen, und sie werden (bei 96%!) doch das mikroskopische Bild wesentlich bestimmen. Andrerseits enthält gerade das Sperma alle die ungezählten »Merkmale« des betreffenden Fisches und dabei das Idioplasma so »rein«, als dies eine Zelle nur besitzen kann.

Ebenso können die schönen und oft so charakteristischen Lininwaben, die man im Kerne sieht, in denen in regelmäßigem Abstande die Chromatinbestandteile liegen, nichts für die Struktur des Idioplasmas bedeuten. Denn wir finden bei Driesch (21) die Angabe, daß nach Gurwitsch im Froschei der Wabenbau durch Centrifugieren zerstört werde, sich aber nach kurzer Zeit wieder herstelle, somit nicht »die Grundlage aller geordneter Lebensäußerung sein kann.« Was aber für das Plasma gilt, wird ebenso für die entsprechenden Strukturen im Kerne zutreffen.

Der Reaktion, die auf die Überschätzung der mikroskopischen Bilder speziell bei dem »Chromatin« folgte, hat sich jüngst, allerdings in erheblich maßvolleren Grenzen, als A. Fischer es tat, und nur für rein theoretische Fragen, selbst Strasburger (75, 77) angeschlossen. Denn es sind ihm Zweifel an der Richtigkeit der Lehre gekommen, daß im Chromatin vorzugsweise die Erbsubstanzen geschen werden müßten. Bereits vor zwei Jahren (75, S. 32), noch schärfer in seiner Marsilia-Arbeit (77, S. 173)[1] betonte er, »daß jene Substanz, die man als Chromatin in den Kernen bezeichnet hat, und aus der die Chromosomen ihren Namen schöpfen, nicht die Erbsubstanz sein kann.« Und damit fällt dann auch der Streit als bedeutungslos, den kurze Zeit zuvor noch Strasburger mit der Louvainer Schule bezüglich der Form ausgefochten hatte, in der das Chromatin sich unsern Blicken im Mikroskop zeigt. Grégoire (34) und seine Schüler hatten im Gegensatz zu den früher angenommenen Körnchen nur mehr von Tröpfchen gesprochen, und wir haben in Teil I unsrer Abhandlung ihnen für die von uns studierten Objekte voll beistimmen müssen. Daß jene dabei oft wie Körnchen oder Scheiben aussehen, ist mehr ein Zufall. Auch die neuerdings mit Hilfe des Ultramikroskops (Guidukov) gewonnenen Erfahrungen sprechen unbedingt für eine Tropfenform, wenn wir sie bislang auch nur etwas »aphoristisch« haben vortragen hören.

Wo das Idioplasma in Wirklichkeit lokalisiert ist: wir wissen es nicht; daß der Kern von der allergrößten Bedeutung dafür ist,

[1] S. auch seine Arbeit über die Individualität der Chromosomen. Pringsh. Jahrb. Bd. 44. 1907. S 503ff.

ist sicher, und so mögen vielleicht, wie Strasburger meint, die nichtfärbbaren Nuclearteile die Hauptrolle dabei spielen. Bis jetzt existiert nur die bekannte Arbeit von Godlewski (33), in der gezeigt ist, daß unter Umständen auch bei Aussehalten des mütterlichen Kernes mütterliche Eigensehaften beim Kinde vererbt werden können. Wie trotzdem seine Daten, auch wenn sie einer strengen Nachprüfung standhalten sollten, mit unsren bisherigen Vorstellungen von der Bedeutung des Kerns in Einklang gebracht werden können, dafür sehe man die Ausführungen bei Strasburger (76) S. 124][1].

Wie das Idioplasma in Wirklichkeit beschaffen ist: wir wissen es gleichfalls nicht. Wir wissen nur, daß es eine feste Struktur haben, ein »organisiertes Element« sein muß. Es ist wahrscheinlich, was Grégoire (34) u. a. glauben, daß es als solches in unsern mikroskopischen Bildern nicht wahrzunehmen sei, daß seine Moleküle vielmehr weit unter unsrer Gesichtsgrenze sind. Dann könnte es selbst suspendiert in Flüssigkeiten sein, und doch von fester Struktur, und es war Hans Winklers (90) Auffassung von der »chemischen« Natur der Erbsubstanzen, die bei der Befruchtung zusammentreffen, nicht so verschieden von unsern Vorstellungen, als wir es zu einer Zeit glaubten, da man vermeinte, das Idioplasma in gröberen Formen erblicken zu dürfen [s. Strasburger (73)].

Ob außer der Bedeutung für die Übertragung der Erbsubstanzen die Chromosomen (nicht das Chromatin!) noch sonst von Wichtigkeit sind, wird von verschiedenen Seiten in den letzten Monaten eifrigst erörtert. Farmer und Moore (25) haben die Ansicht ausgesprochen, sie seien quasi »Aktivierungsapparate« des plasmatischen »Rohmaterials für die Erbsubstanzen«; Hans Winkler (91) und Marcus (52), denen auch Nemec (60) nicht fernzustehen scheint, halten sie für Regulatoren der Kernplasmarelation. Hier ist alles noch im Flusse, und ehe nicht experimentelle Erfahrungen vorliegen, wozu Nemec den Anfang gemacht hat, ist es unnütz, diesbezügliche Spekulationen anzustellen. Die Lehre von ihrer Individualität ist wohl gesichert, ja selbst von Fick (26), der sie bekämpft, eigentlich nur nach einer bestimmten Richtung hin ausgebaut (»Manövrierhypothese«). Abgesehen von den wenigen Fällen pathologischer Natur (Verdoppelungen, Hyperchromasie usw.) und ebenso von denen, in denen anscheinend eine Regulation zur Norm vorgenommen

[1] S. auch Strasburger. Pringsh. Jahrb. Bd. 44. S. 508.

wird [Nemec (59),[1]) Driesch (19)], müssen wir mit der Tatsache rechnen, daß die Chromosomen konstante Gebilde darstellen, selbst wenn sie im ruhenden Kerne nicht scharf voneinander abgegrenzt sind. (Siehe auch die jüngste Arbeit von Laibach (48).[2]) Allerdings wird man die ursprüngliche Fassung des Chromosomenbegriffes kaum aufrecht erhalten können.

Eine andre Frage wäre aber die, ob die einzelnen Chromosomen während der ganzen vegetativen Periode des Organismus sich gegenseitig nicht beeinflussen, ob sie »rein« bleiben. In manchen Beispielen scheint es ja der Fall zu sein, so bei der von uns schon zu Eingang erwähnten Rosenbergschen *Drosera rotundifolia* × *longifolia*. Aber ebenso wie die beider-elterlichen Kerne nur bei den Copepoden im Tierreich selbständig bleiben, bei den übrigen Tierklassen sich gegenseitig vermischen, so könnte dies auch für ihre Bestandteile, speziell die Chromosomen, der Fall sein. Godlewski (33) meint wenigstens, daß bei seinen künstlichen Bastardisierungen die ♂ *Crinoiden*-Chromosomen »unter dem Einfluß des sie umgebenden Protoplasma des *Echiniden*-Eies sich derart verändern, daß sie die morphologische Gestalt und Beschaffenheit der Chromosomen von *Echinus* annehmen.« Und eine Beeinflussung der Chromosomen müßte auch vorhanden sein, wenn Gates (31) Recht hat, daß der Bastard zwischen *Oenothera Lamarckiana* und *lata* nicht die mittlere Chromosomenzahl der beiden Eltern hat (20 und 14), sondern sich so wie *O. Lamarckiana* (mit 20 Chromosomen) zeigt. Da aber die Zählung von Gates von Geertz (32) angefochten wurde, müssen wir noch abwarten, wie sich hier die Sachlage stellen wird.[3])

Wir haben uns bemüht, in den beiden letzten Abschnitten ein möglichst objektives Bild von der Lehre über Mendelspaltungen und Erbsubstanzen zu geben, wie es nach der Lektüre der aus den verschiedensten »Lagern« stammenden Publikationen sich uns darstellte. Wenn dieser Exkurs, streng genommen, nicht zu unsrem eigentlichen Thema über Bastardsterilität gehört, so greifen die bei dieser

---

[1]) S. jedoch wieder Strasburger Pringsh. Jahrb. Bd. 44, der das Nichtvorhandensein einer solchen Regulation für das Nemecsche Objekt nachgewiesen hat.

[2]) Sowie die Arbeit von Strasburger in Pringsh. Jahrb. B. 44.

[3]) Neuerdings konstatierte Gates (Bot. Gaz. vol. 44), daß beide Eltern 14, der Bastard jedoch 20 Chromosomen besitzen.

zu behandelnden Probleme doch so enge in jene allgemeineren über. daß wir nicht darauf verzichten zu sollen meinten.

Ausdrücklich sei noch bemerkt, was sich allerdings eigentlich von selbst versteht, daß wir nicht die ganze existierende Riesenliteratur hier haben durchsprechen wollen, sondern nur die Arbeiten hervorheben, die uns aus dem einen oder andern Grunde von prinzipieller Wichtigkeit erschienen.

In den beiden Schlußabschnitten wenden wir uns wieder näher den sterilen Bastarden zu, die wir noch mit den Mutanten und gewissen Kulturpflanzen zu vergleichen haben.

4. Über das Auftreten von Sterilität bei mutierenden Pflanzen.

Nicht nur in dem Idioplasma der sterilen Bastarde müssen wir uns die innere Harmonie so gestört, die sterische Anordnung der Moleküle so von der normalen abweichend gelagert denken, daß der ganze Verlauf der Ontogenese, vor allem die Bildung der Geschlechtsorgane, nicht mehr gelingen will, sondern in viel weitergehenderem Maße kennen wir eine »Revolutionierung« der die Pflanze charakterisierenden Erbsubstanzen bei den Mutationen. So finden wir bei dem klassischen Beispiele hierfür, bei DE VRIES's *Oenothera*-Mutanten, die wir bis zum Beweis des Gegenteils trotz neuerer Zweifel als solche ansehen, daß durchgängig Störungen sich in der gleichen Richtung geltend machen wie bei den sterilen Hybriden, ja daß z. B. *Oenothera lata* absolut steril geworden ist. Die Cytologie dieser Elementarart ist jüngst von GATES (31) genau erforscht worden. Dabei wurden einmal die älteren Angaben von POHL (63) berichtigt, und es ist gezeigt, daß nicht, wie man bisher glaubte, die Tapetenzellen weiterwachsen, diese vielmehr selbst, wenn auch zu verschiedener Zeit in den einzelnen Antheren, absterben, und dafür das benachbarte Parenchym in den vom Pollen einzunehmenden Raum hineinwuchert.

Prinzipiell das gleiche habe ich übrigens schon vor längerer Zeit für sterile Hybriden dargelegt, als ich das Auswachsen des Parenchyms, welches die Embryosackmutterzellen von *Cytisus Adami* (79) und *Ribes Gordonianum* (80) umgibt, nach der für das sporogene Gewebe bestimmten Richtung hin beschrieb.

Aus den von GATES für die sterile *Oenothera* gefundenen Resultaten will ich hier nur anführen, daß die Erscheinungen auch im übrigen ganz denen von sterilen Hybriden gleichen. Allerlei Unregelmäßigkeiten bei den Teilungen der Pollenmutterzellen zeigen

sich, aber auch erst späte Schrumpfung. Die Pollenkörner werden bestenfalls bizarr geformt, nur ganz wenige, anscheinend normale, wurden beobachtet. Eigenartige »Heterochromosomen«, die ungeteilt zu einem Spindelpole gehen, lassen den Chromatingehalt der Tochterkerne differieren. Die Spindeln sehen regelmäßiger aus als bei unsren abnormen Teilungen, aber nicht alle Chromosomen werden in sie einbezogen. Auch bei *Oenothera lata* kann eine »Unverträglichkeit der Chromosomen« kein Grund für die Sterilität sein, denn warum würden sich sonst die Tapetenzellen gleichfalls nicht weiterentwickeln? Die Zahl der Chromosomen ist nach Gates, wie wir oben sahen, bei *O. Lamarckiana* und *lata* ungleich, sie beträgt bei ersterer wenigstens 20 (bzw. 10), bei letzterer 14 (bzw. 7).[1] Der amerikanische Autor glaubt, daß diese Differenz etwas mit der Mutation zu tun habe.[2]. Und wir wissen, daß bei den von Farmer und Miß Digby (24) studierten Farn-»Varietäten«, die vielleicht auch durch Mutation entstanden sind, die Chromosomenzahl in der Tat für jede Elementarart eine besondere ist.

Auch sonst liegen kurze Angaben vor, daß gerade bei Mutationen leicht teilweise oder völlige Unfruchtbarkeit auftritt. So gibt de Vries (85), I., S. 137 an, daß die sterilen Korinthen, Bananen, einige Erdbeer-, Apfel- und Birnsorten ebenso wie gewisse Maisvarietäten wohl durch Mutation entstanden seien. Lotsy (51) erwähnt in seinem zusammenfassenden Bericht über diesen Gegenstand S. 198 die Meinung Korshinskis, daß das Sexualsystem der Sprungvarianten zerrüttet sei,

[1] S. jedoch Anmerkung auf Seite 135. Durch die neueste Arbeit von Gates scheint das Problem nur um so interessanter geworden zu sein.

[2] Gates hat sich bei Besprechung meiner bisherigen Arbeiten über sterile Hybriden einige kleinere Ungenauigkeiten zuschulden kommen lassen, die ich richtig stellen möchte:

1. Ich schreibe die Sterilität bei *Bryonia alba* × *dioica* durchaus nicht der langen Kultur zu, wie man es als Grund bei *Ribes Gordonianum* neben andrem annehmen könnte, sondern weise gerade darauf hin, daß diese Ursache hier ausgeschlossen ist, da Correns den Bastard selbst erst vor ganz kurzer Zeit gezüchtet hat.

2. Ich habe auch nicht gesagt, daß ich bei *Ribes Gordonianum* oder *Syringa chinensis* zuweilen einen normalen Embryosack, wie gelegentlich bei *Cytisus Adami*, beobachtet habe.

3. Ich habe Chromosomen, die bei den allotypen Mitosen des *Bryonia*-Bastards im Plasma verbleiben und nicht in die Spindel einbezogen werden, nicht selten, sondern im Gegenteil häufig gefunden. Allerdings habe ich hinzugefügt, daß diese »versprengten« Chromosomen meist degenerieren müssen, da sie schließlich nur in geringer Menge »überzählige Kerne« erzeugen. —

und macht auf die Analogie mit den Hybriden aufmerksam, insofern als ebenfalls die Pollenbildung am meisten litte. Nur nach und nach sei eine Rückkehr zur Fertilität vielfach möglich, was wieder gleichfalls für gewisse Bastarde zutrifft, wie durch v. Wettsteins *Sempervivum*-Hybriden bewiesen sei, deren Fruchtbarkeit anfangs stark gelitten hatte, im Verlauf von wenigen Generationen indes wieder gebessert wurde. Abgesehen von den *Oenothera*-Mutanten weist Lotsy (S. 205) noch besonders auf die als Sprungvarianten entstandenen pelorischen Blüten von *Linaria* hin, die fast völlig steril seien, während die übrigen normalen Blüten der gleichen Pflanze durchaus fertil geblieben sind.

Ein weiteres Beispiel gibt z. B. Meehan (53) 1884, ohne damals sich über die Tragweite seiner Entdeckung klar zu sein. Ein Baum von *Halesia tetraptera*, »certainly no hybrid . . . is so different from the parent type that it can scarcely be called a *Halesia*. It is as sterile as the most famous hybrid could be.« Hier dürfte es sich doch auch um eine durch Mutation entstandene Pflanze handeln.

Bei einigen sehr polymorphen Gruppen, die offenbar vor nicht allzu langer Zeit durch Mutation sich differenzierten, ist dazu noch die Erscheinung aufgetreten, daß parallel mit der schlechten Pollenausbildung sich Apogamie einstellte. Strasburger hat sowohl für *Alchimilla* (74) wie auch für *Marsilia* (77) auf dies Zusammentreffen aufmerksam gemacht, das kaum zufällig sein kann. Es scheint wohl dabei sicher, daß nicht die Apogamie das Primäre, die Pollenreduktion das Sekundäre ist, sondern daß gerade umgekehrt erstere sich einfand, nachdem eine normale Befruchtung nicht mehr möglich war.

Bei einigen Marsilien, auch bei dem apogamen *Thalictrum purpurascens* sehen wir zudem noch nicht a l l e ♀ Gonotokonten die Reduktionsteilung unterdrücken, sondern nur einen Teil, während die übrigen sich »normal« entwickeln. Die von Rosenberg (65) studierten Hieracien lassen außer der Apogamie auch Aposporie, vielleicht selbst Parthenogenesis erscheinen. Ähnliches gilt für die von Farmer und und Miß Digby (24) untersuchten Farne. Diese »Unsicherheit in der Wahl des Wegs«, wenn ich so sagen darf, paßt ebenfalls zu der Annahme, daß diese Abnormitäten erst sekundär ausgelöst sind.

Rosenberg beschreibt bei seinem apogamen *Hieracium excellens* ganz ähnliche Pollendegeneration n a c h der Tetradenteilung, wie wir bei unsren Hybriden. In völlig entwickeltem Zustande existieren gar keine Pollenkörner mehr. Die Degeneration dokumentiert sich wie folgt (S. 154): »Soon after the second division and when the

pollen-cells have received their membrane, signs of degeneration appear. The pollen-cells are never separated from each other, their protoplasm becomes vacuolated and they are gradually pressed together by the encroaching tapetum, and destroyed.« Oft entstehen übrigens vierkernige »Pollenmutterzellen«, da die Wände sich zwischen den Enkelkernen nicht mehr ausbilden.

Strasburger [(74), S. 144 ff., (77), S. 171] glaubt, daß die Sterilität nicht unmittelbar durch die Mutation, sondern erst durch die Mutantenkreuzungen veranlaßt werde. Mir scheint diese Annahme unnütz, wenn wir sehen, wie z. B. bei manchen Pflanzen, so den pelorischen Linarien, sofort mit der Mutation auch die Unfruchtbarkeit sich eingestellt hat. Das Idioplasma wird gleich so stark »durcheinander gerüttelt«, daß die Anlage der am meisten empfindlichen Sexualorgane besonders alteriert ist.

Freilich kennen wir nun auch polymorphe Gruppen ohne Apogamie und Apogamie ohne Polymorphismus der Species. Für ersteres sind die Beispiele aus dem Formenkreise von *Rosa*, *Rubus* und *Potentilla* ja in letzter Zeit öfters herangezogen und wohl zuweilen als Gegenbeweis gegen unsre Annahme eines Zusammenhanges zwischen Apogamie und Mutation ausgespielt worden. Daß dieser mißglückt ist, geht wohl u. a. durch unsre *Potentilla*-Untersuchungen hervor. Hier, bei der mutationsverdächtigen *P. Tabernaemontani* eine beginnende Pollensterilität, bei der konstanten *P. rubens* nur guter Pollen und bei beiden noch normale Befruchtung, weil die restierenden guten Pollenkörner selbst bei ersterer Art vollauf genügen. Die »Alteration des Idioplasmas« bei *P. Tabernaemontani* ist somit nur geringer als z. B. bei der nahe verwandten *Alchimilla*, aber kaum prinzipiell verschieden.

Ein Beispiel für »Apogamie ohne Polymorphismus« liefert die von Hans Winkler (91) studierte *Wikstroemia indica*. Möglich bleibt einmal auch hier eine Mutation, dann aber gibt es gewiß noch viele andre Einflüsse, die einseitige Sterilität hervorrufen, zu deren Unschädlichmachung die Pflanze zum Mittel der Apogamie greift. Die Pollenbildung zeigt nicht nur bei *Wikströmia* wieder zahlreiche Abnormitäten, sondern selbst Embryo-Obliterationen sind sehr häufig (S. 233), »durchaus denen analog, wie sie Tischler bei manchen Bastardpflanzen beschrieben hat«. Also immer wieder die Parallele zwischen sterilen Bastarden und andern völlig oder teilweise sterilen Nichthybriden!

Inwieweit äußere Einflüsse auf die Bildung von Mutationen und demnach auf die Störungen bei der Geschlechtszellbildung einwirken,

wissen wir noch nicht. Am ersten dürften die von Klebs (46, 47) angewandten Methoden Erfolg versprechen. Dieser Autor hat ja bereits in weitgehendem Maße die Bildung neuer Formen in der Hand, und es fehlt nur noch deren »Erblichmachen«, um Mutationen künstlich nach Belieben erzeugen zu können. Vielleicht läßt sich besonders gut mit der Gruppe der Hieracien experimentieren, bei der Ostenfeld (61) eine weitgehende Reaktion der Sexualorgane auf äußere Einflüsse annimmt. Einen interessanten Hinweis liefert uns weiterhin die Tatsache, daß Mutationen zuweilen durch Kreuzungen ausgelöst werden, wie dies Tschermak (83) für Phaseolus und Lidforss (49) für gewisse *Rubi* zeigte. Wir dürfen uns dabei vielleicht erinnern, daß wir schon oben bei der Frage nach dem Sterilwerden die Wirkung der Hybridisation gleich gewissen äußeren Einwirkungen setzten, ohne natürlich eine nähere Verwandtschaft zwischen beiden damit statuieren zu wollen.

Meines Erachtens verdient auch hier die Frage eine Erörterung, wie aus hermaphroditen monöcische oder diöcische Rassen entstehen, um so mehr, als wir bei diesen »Mutationen« am ersten eventuell experimentelle Erfolge haben werden. Von allergrößtem Interesse in dieser Beziehung sind die neuesten Forschungen von Correns (14), der für *Satureja* zeigte, daß gute Ernährung (im weitesten Sinne): Zwitterblüten, schlechte: eingeschlechtliche, in diesem Falle ♀, lieber hervorbringen läßt.[1])

Wir kennen eine ganze Reihe von Pflanzen, die einer gleichen experimentellen Behandlung zugänglich sein dürften, wie ich dies von Herrn Kollegen A. Schulz-Halle brieflich erfuhr, nachdem ich ihm meine in Teil I angeführten Beobachtungen an den Frühblüten von *P. Tabernaemontani* mitgeteilt hatte (s. auch Schulz 68). Der Hallenser Botaniker schrieb mir, daß in den Familien der Borraginaceen, Scrophulariaceen und Labiaten häufig Pflanzen vorkämen, bei denen an den »Staubgefäßen der ersten Blüten zahlreiche Höcker mehr oder weniger fehlschlagen, während die späteren vollkommen funktionsfähig sind. . . . Bei manchen Arten dieser Familien pflegen auch die Blüten der rein weiblichen Stöcke vor denen der ♂ Stöcke zu

[1]) Wovon dann wieder das Geschlecht abhängt, das wäre eine Frage für sich, die hier nicht angeschnitten werden kann. Die »Addresses« vor der »Americ. Soc. of Naturalists« (2) zeigen zudem, daß hier noch ziemlich alles unsicher ist. Die ältere Literatur, ebenso die Diskussion der Fragen, auf welchem Wege eingeschlechtlich gewordene Pflanzen das andre Geschlecht hervorbringen, s. bei Strasburger (72) in seinem im Biol. Centralblatt 1900 erschienenen Aufsatze.

blühen zu beginnen, so daß an Stellen, wo die betreffenden Arten in größerer Menge waehsen, in den ersten Tagen nur ♀ Blüten vorhanden sind. Sehr auffallend ist dies, wenigstens bei Halle a/S., bei *Salvia pratensis* und *Echium vulgare* . . . Umgekehrt gibt es aber auch Familien, in deren ersten Blüten das Gynaecium oder — bei Monöeie deren erste ♀ Blüten fehlschlagen, so bei *Tithymalus*. Hier sind bei zahlreichen Arten die Cyathien der ersten Grade rein ♂ mit mehr oder weniger reduzierten ♀ Blüten. Am auffälligsten fand ich dies bei dem frühblühenden *Tithymalus Cyparissias*, aber auch bei Arten, die, wie *T. plathyphyllos*, erst spät mit dem Blühen beginnen, findet sich diese Eigenschaft, wenn auch viel schwächer ausgebildet.«

Ferner sei noch auf eine Bemerkung von Ostenfeld (61) verwiesen, wonach bei *Hieracium Pilosella* gelegentlich Pollenobliteration vorkommt, so daß die Individuen dann ganz weiblich werden. Diese zeigten sich nun stets kleiner als die übrigen.

Einige wenige cytologische Daten sind ja in Teil I von uns für *P. Tabernaemontani* gegeben worden, deren »kontabeszente« Antheren im übrigen alle Übergänge zu den normalen erkennen lassen werden. Prinzipielle Unterschiede gegen die Obliterationen bei sterilen Hybriden haben wir wieder keine aufzufinden vermocht.

5. Über das Auftreten von Sterilität bei Kulturpflanzen.

Eine ganz ähnliche Unfruchtbarkeit wie bei sterilen Hybriden und Mutanten existiert nun bei sehr vielen weder bastardisierten noch mutationsverdächtigen Kulturpflanzen, und es ist wohl kein Zweifel, daß hier die abnormen Lebensverhältnisse das Sexualsystem der Pflanzen zerrüttet haben. Mag auch Möbius (54) darin recht haben (S. 149), daß einige vielleicht schon, bevor sie in Kultur genommen wurden, Neigung zur Sterilität zeigten: für die große Mehrzahl haben wir keine Ursache, dies anzunehmen. Die grundsätzlichen Studien auf diesem Gebiete verdanken wir Charles Darwin (15). Der große Brite führt zunächst die Ansicht des alten Gallesio von 1816 an (Bd. I S. 423), der nicht »zwischen Sterilität durch Hybridismus und solcher durch Einwirkung der Kultur erzeugt« unterscheidet. Und in Bd. II S. 219—233 legt Darwin weiter dar, wie veränderte Lebensbedingungen und auch andre äußere Gründe eine Pflanze völlig steril machen können. In einigen Fällen kontabeszierten dabei vorzugsweise die ♂ (so bei Caryophyllaceen, Liliaceen, Ericaceen), in andern die ♀ Organe (so bei *Dianthus* speziell, *Passi-*

flora, *Nicotiana*). Und dann werden Parallelen gezogen zwischen Unfruchtbarkeit infolge excessiver Entwicklung des Wachstums durch die Kultur und durch die Bastardierung. Häufig leidet bei ersterer zunächst die Potenz, mit dem eigenen Pollen befruchtet zu werden, und nur der stärkere Anstoß durch fremden löst die Befruchtung aus (II S. 254). Eine solche verloren gegangene Fruchtbarkeit mit eigenem Pollen kann durch veränderte Ernährung wieder erlangt werden; so bekam nach Darwin (II S. 185—189) eine *Passiflora alata* ihre Selbstfertilität wieder, nachdem sie auf einen distinkten Stamm gepfropft war. Auch hier müssen wir, wie wir das für die Bastarde glauben, die Ansicht vertreten, daß durch die veränderten Außenbedingungen zuerst eine »Neigung zur Unfruchtbarkeit geschaffen« (s. Darwin II S. 225) und dann erst gewissermaßen als Kompensation das Luxuriieren der vegetativen Organe ausgelöst wird [s. auch Darwin (17) S. 245 ff.].

Daß manche Kulturpflanzen mit wirklichen Mutanten nahe verbunden sind, ja wohl durch die Kultur die Mutation experimentell wird hervorgerufen werden können, sind Gedanken, die wir schon vorher zum Ausdruck gebracht haben. Und durch Hybridisierung wird das Spalten in verschiedene Formen bei Kulturpflanzen zuweilen auch noch eher erreicht als bei wildwachsenden. Allen [(3) p. 232] erwähnt z. B. eine Notiz von Swingle und Webber, wonach die Bastarde von Kulturpflanzen bereits in der ersten Generation stark untereinander verschieden sind, »while usually by crossing wild species closely resembling each other hybrids are obtained which are constant in the first generation«.

Schon 1886 hat Wille (89) darauf hingewiesen, daß bei Kulturpflanzen die Sterilität häufig sich genau so wie bei Bastarden zeigt, indem nur Störungen in der Pollenbildung vor sich gehen. Und resumierend sagt er z. B.: »Es scheint sonach, als ob das durch Kultur hervorgebrachte größere Variationsvermögen dieser Pflanzen sich nicht allein auf die direkt äußerlich hervortretenden Teile erstreckt. . . . Die Störungen in der inneren Organisation, welche durch die veränderten äußeren Verhältnisse, unter welche die Pflanzen durch die Kultur kommen, hervorgerufen werden, können also so durchgreifende sein, daß sie auf Teile einwirken, welche sonst bei der ganzen phylogenetischen Entwicklung sich am meisten unverändert erhalten haben«.

Guignard [(37) p. 8 Sep.] meint u. a. sogar, daß unter den von ihm studierten *Clematis*-Arten, welche er kultiviert, auch bei den

Nichthybriden eine so große Anzahl mit verkümmertem Pollen sich fände, daß es hier sei »fort difficile aujourd'hui de reconnaître les individus qui sont des hybrides véritables«.

Familler (23) sah, daß namentlich bei Kulturpflanzen sich alle Stufen des Verkümmerns der Sexualorgane auch cytologisch auffinden lassen.

Unsre eignen Untersuchungen bei den unter abnormen Kulturverhältnissen befindlichen Potentillen sowie bei der offenbar durch Kultureinfluß steril gewordenen *Syringa persica* schließen sich diesen völlig an.

Es konnte nicht meine Aufgabe sein, alle Daten aus der Literatur zusammenzusuchen, die über Sterilität bei Kulturpflanzen und ihre cytologischen Bilder berichten. Nur weniges sei zum Schluß noch angeführt.

Ein ausgezeichnetes, seit Darwin bekanntes Beispiel, das zeigt, wie eine sonst fertile Pflanze schon durch die »Unterlage«, auf der sie wächst, ganz unfruchtbar werden kann, liefert uns der oft erwähnte und oft beschriebene *Cytisus Adami*. Bekanntlich ist sein Pollen vorzüglich entwickelt, bis über 90% keimfähig. Ebenfalls hat von den Rückschlägen zu den Eltern *C. Laburnum* ganz normalen funktionsfähigen Pollen, während *C. purpureus* als total steril aufgefaßt wird. Die kleinen wie »Hexenbesen« wirkenden Sträucher, die oft hoch oben in dem Wipfel von *C. Adami* sitzen, leben offenbar unter so »abnormer Kultur«, daß die Sexualorgane, speziell die männlichen, ganz verkrüppelt sind. Eigne Studien wiesen mir auch fast nur tauben mißgestalteten Pollen auf, darunter jedoch mehrere anscheinend »fertile« Körner. Und unter den wenigen Hülsen, die die *purpureus*-Zweige heuer angesetzt hatten, fand sich dann auch zunächst nirgends eine einzige befruchtete Samenanlage. Nach langem Suchen glückte es mir indes, im ganzen zwei Ovula mit je einem völlig normalen Embryo zu finden. Es interessierte mich dieser Fund um so mehr, als er wieder die Relativität der Sterilität bewies.

Eingehende cytologische Untersuchungen verlangen aber die Verhältnisse bei einigen tropischen Kulturpflanzen, die teilweise oder ganz steril geworden sind. Ich hoffe, in nicht allzu ferner Zeit in der Lage zu sein, diese Fragen speziell für die Bananen und das Zuckerrohr aufnehmen zu können. Über letzteres macht Wakker (86) einige Angaben, die ich kurz referieren will. Bei den wilden und halbwilden Formen vermochte er nichts Ungewöhnliches zu bemerken. Bei dem »Cheribon«rohr waren schon weitaus die meisten Pollen-

körner ganz verschrumpft, die am besten entwickelten zeigten nur einen dünnen plasmatischen Wandbeleg mit einem Zellkern, und bei dem Pollen der Rasse »Baida« trennten sich die Pollenspezialzellen nicht mehr völlig voneinander, sie blieben vielmehr zu zweien oder vieren zusammen. Weitergehende Verkümmerungen fand Verf. bei der Rasse »Banka Rottan«, bei der die Staubbeutel schon meist ganz taub waren. Schließlich enthielten wieder andre Rassen keine Fortpflanzungsorgane mehr, ja einige produzierten selbst gar keine Blüten. Wem fielen hier nicht die strengen Analogien zu den Hybriden auf!

So weist alles darauf hin, daß sowohl bei sterilen Bastarden wie auch bei Mutanten und gewissen Kulturpflanzen ein gemeinsamer Grund vorhanden ist, der die Pflanzen verhindert, ihre normale Ontogenese zu durchlaufen. Ihr Idioplasma ist wohl in allen Fällen so erschüttert, daß eine harmonische Entfaltung aller Organe nicht mehr möglich ist und eine völlige Akkomodation an die Verhältnisse, unter denen sie leben, nicht mehr von ihnen vorgenommen werden kann.

6. Résumé.

Ein Résumé des zweiten Teiles unsrer Arbeit läßt sich etwa in folgenden »Thesen« geben, die bereits in den Ber. d. D. Bot. Ges. Bd. 25. S. 381—383. 1907 publiziert wurden:

1. Die Sterilität bei Hybriden hängt nicht von irgendwelcher Chromatinrepulsion ab. Die Unregelmäßigkeiten bei der Tetradenteilung dürfen nicht als Charakteristikum der Bastardnatur betrachtet werden. Wo sie vorkommen, werden sie gewiß zur Unfruchtbarkeit beitragen, aber selbst eine unnormale Chromosomenzahl braucht an sich eine Weiterentwicklung noch nicht auszuschließen.

2. Die Sterilität ist dadurch bedingt, daß zwei Sexualzellen zusammengetreten sind, die eine nicht identische Entwicklungsrichtung oder -tendenz besitzen. Einige Male wird der bei der Fusion ausgelöste Anreiz zu gering, andre Male wieder zu groß, vor allem aber niemals so ausgeglichen sein, daß der ganze Ablauf einer normalen Ontogenese gut gelingt. Beim Eintritt des Individuums in den besonders kritischen Zeitpunkt der generativen Phase wird sich dann die starke »Harmoniestörung« auch äußerlich dokumentieren.

3. Dieser nicht normal angepaßte »Stimulus« zur Weiterentwicklung kann möglicherweise, wenn wir überhaupt eine Erklärung ver-

suchen wollen, darin seinen Grund haben, daß — im Sinne von R. Hertwig und seiner Schule — nicht aufeinander »angepaßte« Kern- und Plasmamengen zusammentreffen, so daß die normale Kernplasmarelation nicht völlig erreicht wird. Die Hauptsache wird aber nicht in der rein quantitativen, sondern in der qualitativen Verschiedenheit der copulierenden Zellinhalte liegen.

4. Wir haben gewisse Anzeichen dafür, daß in einigen Fällen die zu starke Üppigkeit der vegetativen Teile im Sinne von Jost auf eine Art »Giftwirkung« zurückzuführen ist.

5. Auch die Tatsachen der Selbststerilität, natürlich nur für die Beispiele, in denen die Sexualzellen auch wirklich Gelegenheit haben zusammenzukommen, lassen sich für unsre Anschauung verwerten.

6. Durch Modifikationen der äußeren Lebensbedingungen gelingt es bis zu einem gewissen Grade, die Sexualzellen der Nichthybriden genau so zu beeinflussen, wie die innere Ursache der Bastardnatur es bei den Hybriden tut.

7. Die Sterilität der Bastarde ist durchaus relativ.

8. Ein wirkliches Abspalten von Merkmalen kommt bei den Reduktionsteilungen nicht vor. Dies folgt aus den

a) Erfahrungen bei den vegetativen Spaltungen,
b) Entdeckungen von Tschermak betreffs der Kryptomerie,
c) Tatsachen, auf die namentlich Klebs aufmerksam gemacht hat, daß auch Eigenschaften »mendeln«, die nicht einzelne Anlagen, sondern die Konstitution des ganzen Idioplasmas betreffen.

9. Trotzdem besteht die Ansicht zu Recht, daß die Reduktionsteilungen für die sogenannten »Mendelschen Spaltungen« die entscheidenden sind. Nur darf man die Erklärung nicht rein mechanisch in dem Fortschaffen gewisser »ganzer« Chromosomen sehen. Es wird, da wir weitere sichtbare Verschiedenheiten der allotypen Mitosen von den typischen nicht haben, daher die Hypothese nötig sein, daß während der ersteren eine weitgehende Alteration des »Idioplasmas« stattfindet, die vielleicht durch die als Regulatoren dabei wirksamen Chromosomen irgendwie eingeleitet wird. Wie wir uns diese Alteration vorzustellen haben, wissen wir nicht, jedenfalls kann sie auch unter bestimmten Umständen (z. B. bei den vegetativen Spaltungen) in andern Zellen als den Sexualzellen sich einstellen.

10. Die Annahme, daß die einzelnen Merkmale an distinkte, räumlich getrennte »Pangene« gebunden sind, ist aufzugeben. Wir haben

es bei dem »Keimplasma« nicht mit extensiven, sondern mit intensiven Mannigfaltigkeiten im Sinne von Driesch zu tun.

11. Das Chromatin ist wohl nicht von alleiniger Bedeutung für die Erbsubstanzen, worauf neuerdings auch Strasburger hinweist. An der Wichtigkeit der Chromosomen für die Vererbung dürfen wir jedoch auch trotz scheinbar entgegenstehenden Daten (Godlewski jun.)[1] wohl nicht zweifeln.

12. An dem Vorhandensein eines spezifischen »Idioplasmas« und an einer bestimmten Konstitution desselben ist entschieden festzuhalten. Aus dieser kann freilich, wie Detto kürzlich klar gezeigt hat, niemals hervorgehen, weshalb die Entwicklung in einer bestimmten Richtung erfolgt.

13. Das Chromatin ist zähflüssiger Natur, wie es Grégoire will. Dabei können die zuweilen deutlich sichtbaren »Chromatinscheiben« als regelmäßig aufeinanderfolgende Tröpfchen in einem farblosen Medium aufgefaßt werden.

14. An einer Trennung von Chromatin und Linin ist festzuhalten.

15. Bei der Pollenentwicklung mutierender Pflanzen haben wir häufig (Gates), jedoch nicht immer, ganz die gleichen cytologischen Bilder wie bei der von ganz oder teilweise sterilen Hybriden. Das Gemeinsame bei beiden ist, daß die Konstitution des Idioplasmas gestört wurde.

16. Apogamie hat sich als »Aushilfe« auf die Mutation und Sterilität des Pollens eingestellt und ist nicht das Primäre und die Pollenobliteration das Sekundäre. Ganz die gleiche Ansicht vertritt bekanntlich Strasburger. Dafür spricht auch die Unsicherheit in der »Wahl des Weges« bei den Farnen (Farmer, Miß Digby) und Hieracien (Rosenberg), wo neben Apogamie auch Aposporie, vielleicht sogar Parthenogenese ausgelöst wird.

17. Von großem Interesse für die hier anzuknüpfenden Fragen sind die neueren Untersuchungen von Correns, welche zeigen, daß bei Species, die im Übergange zur Monöcie oder Diöcie begriffen sind,

---

[1] Ich werde von Herrn Kollegen Godlewski freundlichst darauf aufmerksam gemacht, daß obige Fassung mit Recht den Anschein erweckt, als ob nach ihm die Chromosomen für die Vererbung direkt unwichtig wären. Auf S. 639 seiner Abhandlung findet sich jedoch ausdrücklich resumierend betont, daß man sie nur nicht allein als Idioplasma-Träger ansehen dürfe. Ich bedaure sehr, daß durch meine zu kurze Ausdrucksweise die Meinung des Krakauer Autors nicht klar genug wiedergegeben wurde.

ähnliche Störungen wie bei Mutationen stattfinden und Kontabeszentwerden der Geschlechtsorgane zu beobachten ist.

18. Endlich haben wir, worauf schon Charles Darwin aufmerksam machte, nahe Beziehungen zwischen der Sterilität bei Bastarden und der von Kulturpflanzen. Namentlich einige tropische (Zuckerrohr, Banane) scheinen für cytologische Studien besonders geeignet zu sein. Wir hoffen, in nicht allzuferner Zeit darüber eigene Untersuchungen vornehmen zu können.

Heidelberg, Botanisches Institut der Universität, 3. August 1907.

Literatur zu Teil II.

1. Abbado, M., L'ibridismo nei vegetali. N. Giorn. Bot. Italian. vol. 5. p. 76—105, 265—303. 1898.
2. Addresses given before the Americ. Soc. of Naturalists at Columbia University. New York Dec. 28. 1906: The biological significance and control of sex. Science. N. S. vol 25. p. 366—384. 1907.
3. Allen, Ch. E., Nuclear division in the pollen mother cells of Lilium canadense. Annals of botany. vol. 19. p. 189—258. pl. 6—9. 1905.
4. Anderson-Henry, J., Form of pollen grains. Hybridisation. Gard. Chronicle. vol. 6. N. Ser. p. 592. 1876.
5. Balls, W. L., The sexuality of cotton. Yearbook Khediv. agric. Soc. Cairo 26 pp. 9 pl. 1906. Ref. Bot. Gaz. vol. 43. p. 227—228. 1907.)
6. Bateson, W., The progress of genetics since the rediscovery of Mendel's papers. Progressus rei botanicae Bd. 1. S. 368—418. 24 Fig. 1907.
7. Beer, R., The supernumerary pollen-grains of Fuchsia. Annals of botany vol. 21. p. 305—307. 1907.
8. Berg, W., Weitere Beiträge zur Theorie der histologischen Fixation (Versuche an nucleinsaurem Protamin). Archiv f. mikr. Anat. u. Entwicklungsgesch. Bd. 65. S. 298—357. 1905.
9. Biffen, R. H., The inheritance of sterility in the barleys. Journ. of agric. Science vol. 1. p. 251 ff. 1905. Ref. Bot. Centralbl. Bd. 101. S. 404. 1906.
10. Braun, Alex., Über Cytisus Adami und Syringa correlata. Bot. Ztg. Bd. 31. Sp. 636—638, 647—650, 664—667. 1873.
11. Cannon, W. A., Studies in plant hybrids. The spermatogenesis of hybrid cotton. Bull. Torrey bot. Club. vol. 30. p. 133—172. pl. 7—8. 1903.
12. Correns, C., Die Ergebnisse der neuesten Bastardforschungen für die Vererbungslehre. (Sammelreferat). Ber. d. D. bot. Ges. Bd. 19. S. (71)—(94). 1901.
13. —— Zur Kenntnis der scheinbar neuen Merkmale der Bastarde. Ber. d. D. bot. Ges. Bd. 23. S. 70—85. 1905.
14. —— Zur Kenntnis der Geschlechtsformen polygamer Blütenpflanzen und ihrer Beeinflußbarkeit. Pringsh. Jahrb. f. wiss. Botan. Bd. 44. S. 124—173. 1907.

15. Darwin, Ch., Das Variieren der Tiere und Pflanzen im Zustande der Domestikation. Aus d. Engl. übers. v. J. V. Carus. Bd. 1 u. 2. 530 + 639 S. 43 Fig. Stuttgart 1868.

16. —— Die Wirkungen der Kreuz- und Selbstbefruchtung im Pflanzenreich. Aus d. Engl. übers. v. J. V. Carus. 459 S. Stuttgart 1877.

17. —— Die verschiedenen Blütenformen an Pflanzen der nämlichen Art. Aus d. Engl. übers. v. J. V. Carus. 304 S. 15 Fig. Stuttgart 1877.

18. Detto, C., Die Erklärbarkeit der Ontogenese durch materielle Anlagen. Ein kritischer Beitrag zur theoretischen Biologie. Biol. Centralbl. Bd. 27. S. 81—95, 106—112, 142—174. 1907.

19. Driesch, H., Zur Cytologie parthenogenetischer Larven von Strongylocentrotus. Rouxs Archiv f. Entw. Mech. Bd. 19. S. 648—657. 6 Fig. 1905.

20. —— Studien zur Entwicklungsphysiologie der Bilateralität. Rouxs Archiv f. Entw. Mech. Bd. 21. S. 756—791. 14 Fig. 1906.

21. —— Die Physiologie der tierischen Form. Asher-Spiros Ergebn. d. Physiologie. Jahrg. 5. 107 S. 7 Fig. 1906.

22. —— Analytische und kritische Ergänzungen zur Lehre von der Autonomie des Lebens. Biol. Centralbl. Bd. 27. S. 60—80. 1907.

23. Famille r, J., Biogenetische Untersuchungen über verkümmerte oder umgebildete Sexualorgane. Flora. Bd. 82. S. 133—168. 10 Fig. 1896 (Diss. München).

24. Farmer, J. B. u. Miss L. Digby, Studies in apospory and apogamy in ferns. Annals of botany. vol. 21. p. 161—199. pl. 16—20. 1907.

25. Farmer, J. B. u. J. E. S. Moore, On the majotic phase (reduction divisions) in animals and plants. Quart. journ. of micr. Science. N. Ser. vol. 48. p. 489—557. pls. 34—41. 1905.

26. Fick, R., Betrachtungen über die Chromosomen, ihre Individualität, Reduktion und Vererbung. Arch. f. Anat. u. Physiol. Anat. Abt. S. 179—228. 1905.

27. —— Über die Vererbungssubstanz. Arch. f. Anat. u. Physiol. Anat. Abt. S. 101—119. 1907.

28. Fischer, A., Fixierung, Färbung und Bau des Protoplasmas. Kritische Untersuchungen über Technik und Theorie in der neueren Zellforschung. 362 S. 1 Taf. 21 Fig. Jena 1899.

29. Focke, W. O., Die Pflanzen-Mischlinge. Ein Beitrag zur Biologie der Gewächse. 569 S. Berlin 1881.

30. Gärtner, C. Fr. v., Versuche und Beobachtungen über die Bastarderzeugung im Pflanzenreich. 790 S. Stuttgart 1849.

31. Gates, R. R., Pollen development in hybrids of Oenothera lata × O. Lamarckiana, and its relation to mutation. Bot. Gaz. vol. 43. p. 81—115. 3 pl. 1907.

32. Geertz, J. M., Über die Zahl der Chromosomen von Oenothera Lamarckiana. Ber. d. D. bot. Ges. Bd. 25, S. 191—195. Taf. 6. 1907.

33. Godlewski jun., E., Untersuchungen über die Bastardierung der Echiniden- und Crinoidenfamilie. Rouxs Archiv f. Entw. Mech. Bd. 20. S. 579—643. Taf. 22—23. 1906.

34. Grégoire, V., La structure de l'élément chromosomique au repos et en division dans les cellules végétales. (Racines d'Allium). Cellule. t. 23. p. 311—353. 2 pl. 1906.

35. Gregory, R. P., The abortive development of the pollen in certain sweet-peas (Lathyrus odoratus). Proc. Cambridge phil. Soc. vol. 13. p. 148—157. pl. 1—2. 1905.
36. Gross, J., Über einige Beziehungen zwischen Vererbung und Variation. Biol. Centralbl. Bd. 26. S. 395—426, 508—524, 545—565. 1906.
37. Guignard, L., Observations sur la stérilité comparée des organes reproducteurs des hybrides végétaux. Bull. de la Soc. bot. de Lyon. 4. année. p. 66—78. 1887.
38. Haecker, V., Bastardierung und Geschlechtszellenbildung. Ein kritisches Referat. Zool. Jahrb. Suppl. 7. (Festschr. f. Weismann). S. 161—260. Taf. 12. 13 Fig. 1904.
39. Herbst, C., Vererbungsstudien I—III. Rouxs Archiv f. Entw. Mech. Bd. 21. S. 173—305. 1906.
40. Hertwig, R., Über das Problem der sexuellen Differenzierung. Verhandl. d. D. zool. Gesellsch. S. 186—214. 1905.
41. Hildebrand, Fr., Über einige Pflanzenbastardierungen. Jen. Zeitschr. f. Naturwissensch. Bd. 23. S. 413—548. Taf. 25—26. 1889.
42. de Janczewski, E., Les hybrides du genre Anemone. Anzeiger d. Akad. d. Wiss. Krakau. S. XXIV—XXVIII. (Ref. Bot. Jahresber. 1889. I. S. 487 u. Bot. Ztg. 1889. Sp. 827—828.) 1889.
43. Jost, L., Vorlesungen über Pflanzenphysiologie. 695 S. 172 Fig. Jena 1904.
44. —— Über die Selbststerilität einiger Blüten. Bot. Ztg. Bd. 65. Abt. 1. S. 77—117. Taf. 1. 1907.
45. Juel, H. O., Beiträge zur Kenntnis der Tetradenteilung. Pringsh. Jahrb. f. wiss. Botan. Bd. 35. S. 626—659. Taf. 15—16. 1900.
46. Klebs, G., Über Variationen der Blüten. Pringsh. Jahrb. f. wiss. Botan. Bd. 42. S. 155—320. 27 Fig. Taf. 8. 1905.
47. —— Über künstliche Metamorphosen. Abhandl. d. naturf. Ges. Halle. Bd. 25. S. 135—294. 12 Taf. 21 Fig. 1906.
48. Laibach, Fr., Zur Frage nach der Individualität der Chromosomen im Pflanzenreich. Beih. Bot. Centralbl. Bd. 22. 1. Abt. S. 191—210. Taf. 8. 1907.
49. Lidforss, B., Studier öfver artbildningen inom släktet Rubus. Arkiv f. Botanik. Bd. 4. No. 6. 41 S. 1905.
50. Lillie, Frank. R., The biological significance of sexual differentiation — a zoological point of view, Ans Addresses nsw. s. No. 2. Sep. p. 6—10, 1907.
51. Lotsy, J. P., Vorlesungen über Descendenztheorien mit besonderer Berücksichtigung der botanischen Seite der Frage, gehalten an der Reichsuniversität zu Leiden. Teil I. 384 S. 2 Taf. 124 Fig. Jena 1906.
52. Marcus, H., Über die Wirkung der Temperatur auf die Furchung bei Seeigeleiern. Rouxs Archiv f. Entw. Mech. Bd. 22. S. 445—460. 5 Fig. 1906.
53. Meehan, Th., Fertility of hybrids. Gard. Chronicle. vol. 22. p. 362—363, 394—395. 1884.
54. Möbius, M., Beiträge zur Lehre von der Fortpflanzung der Gewächse. 212 S. 36 Fig. Jena 1897.
55. Morgan, T. H., The assumed purity of the germ cells in Mendelian results. Science. N. S. vol. 22. p. 877—879. 1905. (Ref. Bot. Centralbl. Bd. 101. S. 546. 1905.)

56. Müller-Thurgau, H., Die Folgen der Bestäubung bei Obst- und Rebenblüten. Ber. d. schweiz. bot. Ges. Heft 13. Anhang. 8. Ber. d. Zürch. bot. Ges. 19 S. Sep. 1903.

57. v. Nägeli, C., Mechanisch-physiologische Theorie der Abstammungslehre. 822 S. München u. Leipzig 1884.

58. Němec, B., Über den Pollen der petaloiden Antheren von Hyacinthus orientalis L. Bull. intern. d l'Acad. d. sc. de Bohême. 7 S. 2 Taf. 1898.

59. —— Über die Einwirkung des Chloralhydrats auf die Kern- und Zellteilung Pringsh. Jahrb. f. wiss. Botan. Bd. 39. S. 645—730. 157 Fig. 1904.

60. —— Über die Bedeutung der Chromosomenzahl. Vorl. Mitteil. Bull. intern. de l'Acad. d. sc. de Bohême. 4 S. 1906.

61. Ostenfeld, C. H., Castration and hybridisation experiments with some species of Hieracia. Bot. Tidsskr. Bd. 27. p. 225—248. 1 Taf. 1906.

62. Pfitzer, E., Hybridisation and the systematic arrangement of Orchids. Rep. 3. intern. Conf. on Genetics. London. p. 218—221. 1906.

63. Pohl, J., Über Variationsweite der Oenothera Lamarckiana. Österr. Bot. Zeitschr. Bd. 45. S. 166—169, 205—212. Taf. 10. 1895.

64. Rosenberg, O., Erblichkeitsgesetze und Chromosomen. Bot. Studier tillägn. F. R. Kjellman. S. 237—244. 5 Fig. Uppsala 1906.

65. —— Cytological studies on the apogamy in Hieracium. Bot. Tidsskr. Bd. 28. S. 143—170. 2 Taf. 13 Fig. 1907.

66. Salmon, E. S., On raising strains of plants resistant to fungus disease. Rep. 3. intern. Conf. on Genetics. London. p. 378—382. 1906.

67. Schücking, A., Sind Zellkern und Zellplasma selbständige Systeme? Rouxs Archiv f. Entw. Mech. Bd. 22. S. 342—347. 1906.

68. Schulz, A., Beiträge zur Kenntnis der Bestäubungseinrichtungen und Geschlechtsverteilung bei den Pflanzen. II. Bibl. botan. Heft 17. 224 S. 1890.

69. Smith, W. G., Notes on pollen. Gard. Chronicle. vol. 6. N. S. p. 516—517, 547—549. 1876.

70. Graf zu Solms-Laubach, H., Über unsere Erdbeeren und ihre Geschichte. Bot. Ztg. Bd. 65. Abt. 1. S. 45—76. 1907.

71. Sorauer, P., Handbuch der Pflanzenkrankheiten. 3. Aufl. Bd. 1. (unvollendet). Lief. 9. 1906.

72. Strasburger, E., Versuche mit diöcischen Pflanzen in Rücksicht auf Geschlechtsverteilung. Biol. Centralbl. Bd. 20. S. 657—665, 689—698, 721—731, 753—785. 1900.

73. —— Über Befruchtung. Bot. Ztg. Bd. 59. Abt. 2. Sp. 353—368. 1901.

74. —— Die Apogamie der Enalchimillen und allgemeine Gesichtspunkte, die sich aus ihr ergeben. Pringsh. Jahrb. f. wiss. Botan. Bd. 41. S. 88—164. Taf. 1—4. 1904.

75. —— Typische und allotypische Kernteilung, Ergebnisse und Erörterungen. Pringsh. Jahrb. f. wiss. Botan. Bd. 42. S. 1—71. Taf. 1. 1905.

76. —— Die Ontogenie der Zelle seit 1875. Progressus rei botanicae. Bd. 1. S. 1—138. 40 Fig. 1907.

77. —— Apogamie bei Marsilia. Flora. Bd. 97. S. 123—191. Taf. 3—8. 1907.

78. Tischler, G., Die Berberidaceen und Podophyllaceen. Versuch einer morphologisch-biologischen Monographie. Englers Jahrbücher. Bd. 31. S. 596—727. 30 Fig. (Hab. Schrift Heidelberg). 1902.

79. Tischler, G., Über eine merkwürdige Wachstumserscheinung in den Samenanlagen von Cytisus Adami. Poir. Ber. d. D. bot. Ges. Bd. 21. S. 82—89. Taf. 5. 1903.

80. —— Über Embryosack-Obliteration bei Bastardpflanzen. Beih. bot. Centralbl. Bd. 15. S. 408—420. Taf. 5. 1903.

81. —— Über die Entwicklung des Pollens und der Tapetenzellen bei Ribeshybriden. Pringsh. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 42. S. 545—578. Taf. 15. 1906.

82. —— Über die Entwicklung der Sexualorgane bei einem sterilen Bryonia-Bastard. Ber. d. D. bot. Ges. Bd. 24. S. 83—96. Taf. 7. 1906.

83. Tschermak, E., Über Bildung neuer Formen durch Kreuzung. Rés. scient. Congr. intern. de Botanique. Vienne 1905. S. 323—330. 1906.

84. —— The importance of hybridisation in the study of descent. Rep. 3. intern. Conf. on Genetics. London. p. 278—283. 1906.

85. de Vries, H., Die Mutationstheorie. Bd. 1 u. 2. 648 + 752 S. 8 + 4 Taf. 181 + 159 Fig. Leipzig 1901—1903.

86. Wakker, J. H., Die generative Vermehrung des Zuckerrohrs. Bot. Centralbl. Bd. 65. S. 37—42. 1896.

87. Weismann, A., Vorträge über Descendenztheorie, gehalten an der Universität Freiburg i. Br. Bd. 1 u. 2. 456 + 462 S. 3 Taf. 131 Fig. 1902.

88. Wichura, M., Die Bastardbefruchtung im Pflanzenreich, erläutert an den Bastarden der Weiden. Breslau. 95 S. 2 Taf. 1865.

89. Wille, N., Über die Entwicklungsgeschichte der Pollenkörner der Angiospermen und das Wachstum der Membranen durch Intussusception. Christiania Vid.-Selsk. Forhandl. No. 5. 71 p. 3 Taf. 1886.

90. Winkler, Hans, Über Merogonie und Befruchtung. Pringsh. Jahrb. f. wiss. Botan. Bd. 36. S. 753—775. 3 Fig. 1901.

91. —— Botanische Untersuchungen aus Buitenzorg II. 7. Über Parthenogenesis bei Wikstroemia indica L. C. A. Mey. Annal. du jard. bot. de Buitenzorg. 2 sér. vol. 5. p. 208—276. pl. 20—23. 1906.

92. Worsley, A., Hybrids among the Amaryllidae and Cactaceae, with some notes on variation in the Gesneraceae and the genus Senecio. Rep. 3. intern. Conf. on Genetics. London. p. 405—414. 1906.

Nach Abschluß des Mannskriptes erschienen, konnten jedoch noch anmerkungsweise erwähnt werden:

Gates, R. R., Hybridization and germcells of Oenothera Mutants. Bot. Gaz. vol. 44. p. 1—21. 1907.

Strasburger, E., Über die Individualität der Chromosomen und die Pfropfhybriden-Frage. Pringsh. Jahrb. f. wiss. Botan. Bd. 44. p. 482—555. Taf. 5—7. 1 Fig. 1907.

Während des Druckes meiner Arbeit wurden weiterhin die folgenden sehr wichtigen Abhandlungen publiziert, die ich nun leider gar nicht mehr zu berücksichtigen vermochte:

Fick, R., Vererbungsfragen, Reduktions- und Chromosomenhypothesen, Bastard-Regeln. Ergebn. d. Anatom. u. Entwicklungsgesch. Bd. 16. S. 1—140. Wiesbaden 1907.

Grégoire, V., La formation des gemini hétérotypiques. Cellule. t. 24. p. 369—420 2 pl. 1906.

Haecker, V., Die Chromosomen als angenommene Vererbungsträger. Ergebn. u. Fortschritte d. Zoologie. Bd. 1. S. 1—136. 43 Fig. 1907.

Zur Spermienbildung der Myxinoiden

(Über die Entwicklung der männlichen Geschlechtszellen von Myxine glutinosa L. III).

Von

A. und K. E. Schreiner.

Mit Tafel I—VI und 26 Figuren im Text.

Einleitung.

Vorliegender Aufsatz bringt in erster Reihe die Resultate von Untersuchungen über die Spermienbildung bei *Myxine glutinosa* und stellt somit den Schlußteil unsrer vor einigen Jahren erschienenen Arbeiten über die Entwicklung der männlichen Geschlechtszellen dieses Tieres vor.

Der Hoden von *Myxine* bietet dem Untersucher der Spermiogenese ein interessantes, in vielen Hinsichten aber recht schwieriges Material, und die Resultate, die unsre Untersuchungen gebracht, sind im Verhältnis zu der Zeit, die sie in Anspruch genommen haben, recht bescheiden.

Während unsrer Untersuchungen über die Spermienbildung von *Myxine* bot sich uns auch die Gelegenheit, die Spermienbildung bei einer andern Myxinoide, nämlich der an den Küsten Japans lebenden *Bdellostoma burgeri* Girard, zu untersuchen. Das Material von *Bdellostoma* ist uns durch das freundliche Entgegenkommen der Herren Professoren Mitsukuri und Ijima in Tokio zugestellt worden, und es ist uns eine angenehme Pflicht, den genannten Herren an dieser Stelle unsren herzlichsten Dank für die Verschaffung des wertvollen Materials darzubringen. Die japanischen Myxinoiden waren eigentlich nur für makroskopische Untersuchung bestimmt und wurden uns deshalb ungeöffnet in Formalin zugesandt; es zeigte sich aber, daß die Fixation des Materials, wenn auch natürlich in beschränktem

Maße, auch eine mikroskopische Untersuchung des Hodens gestattete. Die äußere Form der Geschlechtszellen ist überall gut erhalten, meistens treten auch die Kernstrukturen nach verschiedener Färbung sehr schön hervor. Leider gilt dasselbe nicht in demselben Maße von den cytoplasmatischen Strukturen, deren Untersuchung uns von besonderer Wichtigkeit war, die aber an unsren Präparaten nicht dermaßen deutlich hervortreten, daß sie über die bei *Myxine* beobachteten Verhältnisse Licht zu werfen imstande sind. Den größten Nutzen haben uns die Präparate von *Bdellostoma* bei der Ausforschung der Spermienreifung, besonders bei der Ausbildung des Kopfes, geleistet, und sie zeigen hier die Verhältnisse klarer, als wir sie bei *Myxine* gefunden haben.

Unsre Schilderung der Spermienbildung wollen wir einer leichteren Übersicht wegen in zwei Abschnitte teilen:

I. Entwicklung der Spermatiden bis zum beginnenden Längenwachstum.

II. Spermienreifung.

Bei unsrer Behandlung dieser beiden Perioden der Spermiogenese werden wir zuerst unsre Befunde an *Myxine*, dann diejenigen an *Bdellostoma* schildern. Im Anschluß an unsre Resultate über die typische Spermienbildung sollen in einem dritten Abschnitt einige Entwicklungsanomalien kurz erwähnt werden, und endlich sollen in einem vierten und einem fünften Abschnitte unsre Resultate mit denen früherer Untersucher der Spermienbildung bei Myxinoiden und bei einigen andern Objekten verglichen werden.

I. Entwicklung der Spermatiden bis zum beginnenden Längenwachstum.

A. Myxine glutinosa.

Die erste Periode der Spermienbildung zerfällt natürlich in zwei Abschnitte, die für *Myxine* getrennt behandelt werden sollen:

1) Entwicklungsgeschichte der Spermatide (Entstehung ihrer einzelnen Teile und Entwicklung der Spermatide bis zum ausgewachsenen Zustande).

2) Umlagerungsperiode (Veränderungen an der ausgewachsenen Spermatide bis zum beginnenden Längenwachstum).

1. Entwicklungsgeschichte der Spermatiden.

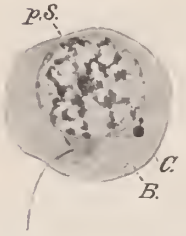
Die ausgewachsene Spermatide von *Myxine* (Fig. A, 10, 12) ist von ungefähr sphärischer Form, ihr Durchschnitt beträgt ca. 0,013 mm[1]). Ihr Zellkörper umschließt einen runden, exzentrisch gelegenen Kern, der einen Durchschnitt von ca 0,0089 mm besitzt und das Aussehen eines ruhenden Kernes trägt.

Im Cytoplasma eingeschlossen liegen folgende Gebilde:

1) Zwei stäbchenförmige Centriolen, von denen das peripherische einen feinen, aus dem Zelleibe hinausragenden Achsenfaden trägt.

2) Eine die Centriolen umgebende, sparsame Menge undifferenzierter Sphärensubstanz.

Fig. A.



Ausgewachsene Spermatide von *Myxine*. *B.* Sphärenbläschen. *C.* Chromatoider Körper. *p.S.* Primäres Spitzenbläschen. (Zeiss Apochr. 1,5 mm. Oc. 12. Tubusl. 160 mm. Objekttischhöhe.) Bei der Reproduktion auf $^2/_3$ verkleinert.

3) Ein die Sphäre umlagernder Mitochondrienkörper.

4) Ein Sphärenbläschen, das den Centriolen nahe gelegen ist und diesen eine »Lunula« zukehrt.

5) Ein den Centriolen gegenüberliegender, lichtbrechender, bläschenartiger Körper, das primäre Spitzenbläschen.

6) Ein chromatoider Körper, selten mehrere.

Während die Centriolen mit der Sphäre und dem Mitochondrienkörper in sämtlichen Zellen der Spermiogenese von den Ursamenzellen an in ungefähr derselben Gestalt auftreten, so stellen die beiden Bläschen, der chromatoide Körper und der Achsenfaden Gebilde dar, die den letzten Generationen der männlichen Geschlechtszellen eigen sind. Im allgemeinen können wir sagen, daß die auf die Spermienbildung gerichteten Umwandlungen innerhalb der Zellen in der wichtigen Periode der Spermiogenese, die wir die Konjugationsperiode nennen, zuerst zutage treten. Wir werden daher in unsrer Darstellung von der Entwicklungsgeschichte der Spermatiden und ihrer einzelnen Teile bis auf diese Periode zurückgehen müssen, und können uns dabei im wesentlichen auf eine kurze Rekapitulation desjenigen, was von uns in früheren Arbeiten (05a—b, 06) mitgeteilt ist, beschränken.

[1] Die Messungen sind an Schnittpräparaten von Hoden, die in Hermanns Flüssigkeit fixiert waren, ausgeführt.

Der Kern. Während der Konjugationsperiode vereinigen sich die zu langen Bügeln ausgewachsenen Chromosomen der Länge nach paarweise zu bivalenten Chromosomen. Die Konjuganten werden in der I. Reifungsteilung voneinander getrennt (Reduktionsteilung), in der II. Reifungsteilung je längsgeteilt (Äquationsteilung). Während in der Interkinese die Chromosomen zwar in wechselndem Maße aufgelockert, ihre Grenzen aber nie vollkommen verwischt werden, so findet in den Spermatiden eine recht feine Verteilung des Chromatins durch den Kern statt. Die Auflockerung der Chromosomen scheint aber hier nicht auf genau dieselbe Weise wie nach den Spermatogonienteilungen zu verlaufen. Nach diesen haben wir gefunden (06 S. 452), daß die Chromosomen zu langen lockeren Schleifen auswachsen, die ihre Scheitel der Stelle, wo in der Mitose das Centriol gelegen war, ihre freien Enden der neugebildeten Zellenwand zukehren, daß somit die Kerne immer bipolare Gebilde darstellen. In den jungen Spermatiden aber scheinen die Chromosomen, nachdem sie, wie nach früheren Teilungen, zuerst durcheinander im Kerne verteilt worden sind, mehr an Ort und Stelle aufgelockert zu werden, wobei sie die Gestalt von lockeren Klumpen, kurzen Stäbchen, Schleifen oder sogar Ringen[1]) gewinnen. In den Spermatiden erscheint deswegen das Kernnetz etwas grobkörniger und mehr klumpig als in den Spermatogonien. Erst zu einer späteren Zeit, kurz vor der beginnenden Abstoßung des Cytoplasmas, wird das Chromatin der Spermatidenkerne fein verteilt, so daß die Grenzen zwischen den einzelnen Chromosomen vollkommen verwischt werden. Bei Einstellung an ihrer Oberfläche lassen die Kerne jetzt (an Osmiumpräparaten) einen längsgestreiften Bau erkennen (Fig. 12), der an denjenigen der Spermatogonienkerne erinnert; wir glauben aber, daß er von andrer Natur als jener ist. Die Längsstreifung geht von der Stelle, wo das primäre Spitzenbläschen gelegen ist, aus und ist in dieser (vorderen) Partie des Kernes am ausgeprägtesten; von hier ziehen sich die Längsstreifen gegen das hintere Ende der Spermatide hin, wo die Centriolen gelegen sind. Dieser Bau der älteren Spermatidenkerne hat mit einer polaren Anordnung der einzelnen Chromosomen wahrscheinlich nichts zu tun, sondern ist wohl viel-

[1]) Es sind diese gelegentlichen Ringbildungen (vgl. SCHREINER 07, S. 17) der Chromosomen in den jungen Spermatiden, auf die wir im I. Teil unsrer Mitteilungen über die männlichen Geschlechtszellen von *Myxine* (S. 270) hingedeutet haben.

mehr als die erste Äußerung der Umbildung des Kernes zum Spermienkopf aufzufassen.

Einen Nucleolus besitzen die Spermatiden nicht.

Der chromatoide Körper (vgl. 05a, S. 274—80). Während der ganzen Konjugationsperiode geht innerhalb des Kernes eine Produktion »chromatoider Substanz« vor sich. Es ist dies eine stark tingierbare, anfangs rein basophile Substanz von anscheinend zähflüssiger Konsistenz. Im Kerne wird sie in größere und kleinere »chromatoide Nucleolen« gesammelt, die sich gegen die Polseite des Kernes hin bewegen und sich hier dicht an die Kernmembran pressen. Von diesen Nucleolen tritt nun allmählich chromatoide Substanz durch die dünne Membran ins Cytoplasma über.

Unsren früheren Illustrationen von diesem Prozesse (vgl. 05a, Fig. 49, 50, 56, 57, 69, 76, 158) fügen wir heute eine neue (Fig. 95) hinzu, die ein sehr charakteristisches und nicht ganz seltenes Bild wiedergibt: aus dem im Kerne gelegenen basophilen chromatoiden Nucleolus treten eosinophile Tröpfchen ins Cytoplasma hinaus. Wie aus dieser Zeichnung erhellt, erleidet die chromatoide Substanz eine Umwandlung, indem aus der ursprünglich basophilen Substanz eine eosinophile hervorgeht. Diese Umwandlung fängt gewöhnlich schon (wie in dem abgebildeten Falle) innerhalb des Kernes an, um sich im Cytoplasma zu vollenden. Als Endresultat des ganzen Umwandlungsprozesses ergibt sich ein im Cytoplasma, etwas außerhalb der Sphäre gelegener, gewöhnlich scharf begrenzter, rein eosinophiler Körper, der chromatoide Körper, der von der letzten Zeit der Konjugationsperiode an in sämtlichen männlichen Geschlechtszellen zu beobachten ist (vgl. 05a, Fig. 159—164). Anstatt eines solchen wohlbegrenzten Körpers findet man in den Spermatocyten nicht ganz selten mehrere kleinere Körper, die dicht gruppiert oder in einigen Fällen mehr zerstreut liegen können. In den Reifungsmitosen werden die chromatoiden Körper auf die Tochterzellen gleichmäßig verteilt (vgl. Fig. 96).

Daß die chromatoiden Körper der Spermatiden von der während der Konjugationsperiode aus den Kernen heraustretenden chromatoiden Substanz direkt abzuleiten sind, ist unzweifelhaft. Damit soll aber die Möglichkeit einer in der Zwischenzeit stattfindenden Wechselbeziehung zwischen diesen Körpern und den übrigen Zellteilen nicht in Abrede gestellt werden; vielmehr scheinen viele Bilder die Annahme einer solchen recht wahrscheinlich zu machen: während der Mitosen erscheinen die Körper manchmal etwas aufgelockert und undeutlicher begrenzt: in den Telophasen werden sie wieder schärfer

konturiert, mehr kondensiert; sie haben dann gewöhnlich ihre Lage in der Nähe der Verbindungsfäden, und häufig kann man zwischen dem Kern und dem Körper feine Züge wahrnehmen (Fig. 3, 7—8).

Sowohl in den Spermatiden als in den Spermatocyten zeigt sich der chromatoide Körper häufig von einem hellen Hof umgeben.

Der Mitochondrienkörper (05a, S. 203—6) zeigt an den verschiedenen Präparaten ein recht verschiedenes Verhalten.

An lebenden Zellen erscheint der Körper als eine Anhäufung recht großer, lichtbrechender Körnchen im Polteil der Zelle und trägt an allen Stadien der Spermiogenese fast das gleiche Aussehen, kann aber scheinbar von etwas wechselnder Mächtigkeit sein.

Auch an Osmium-Fuchsin-Ausstrichpräparaten tritt der Körper immer sehr deutlich hervor, läßt sich aber hier, ebensowenig wie an lebenden Zellen, von der Sphäre sicher unterscheiden.

Nach Stückfixierung des Hodens zeigt sich der Mitochondrienkörper meistens mehr oder weniger aufgelöst; in einigen Fällen (besonders nach Fixierung in Flemmings Flüssigkeit, Vorschrift von Benda) ist der Körper aber gut erhalten und tritt an den Präparaten als ein feinkörniger, fast homogener, durch seine Affinität zu Farbstoffen[1]) von der Sphäre meistens leicht zu unterscheidender Cytoplasmaeinschluß hervor (vgl. Fig. 108); wir werden deshalb diese letzteren Präparate unsrer Schilderung vom Verhalten des Körpers zugrunde legen.

Der Mitochondrienkörper umschließt hier die Sphäre, von der er durch eine helle Cytoplasmaschicht getrennt wird, als ein auf der einen Seite offenes oder locker gebautes Gewölbe von wechselnder Höhe. In den Mitosen liegt der Körper außerhalb der Spindelfigur im Zelleibe und scheint mit diesem passiv geteilt zu werden. Nach beendigter Zellteilung wandern die Centriolen mit der Sphäre in den der jungen Zelle zugeteilten Mitochondrienkörper hinein, und dieser nimmt während der Ruhephase wie die übrigen Zellteile an Mächtigkeit zu. Sowohl in den Spermatogonien wie in den Spermatocyten I scheint der Mitochondrienkörper durch »chromatoide« Teile, die aus dem Kerne heraustreten, einen Zuwachs erfahren zu können.

In den Ursamenzellen und älteren Spermatogonien scheint der Mitochondrienkörper ungefähr immer die gleiche Größe zu haben; in den Spermatogonien der letzten Generationen aber, und besonders in

[1]) Die von Benda (03) angegebene Methode zur Färbung der Mitochondrien ist uns nur unvollkommen gelungen.

den Spermatocyten, nimmt der Körper relativ stark an Größe zu und bekommt gleichzeitig eine etwas wechselnde Ausbreitung in den Zellen, ein Verhalten, das, wenigstens zum größten Teil, durch ungleiche Verteilung in den Mitosen zustande kommt. Während sich eine solche in den Spermatogonienteilungen noch kaum feststellen läßt, so haben wir in den Reifungsteilungen mehrmals beobachtet, daß fast der ganze Mitochondrienkörper einer der Tochterzellen zugeführt wird (Fig. 3).

In Übereinstimmung mit dem oben erwähnten Verhalten weisen die Spermatiden Mitochondrienkörper von sehr wechselnder Mächtigkeit auf; in einem und demselben Follikel können wir Spermatiden nebeneinander vorfinden, von denen einige auffallend große und kompakte (Fig. 10), andre mittelgroße und wieder andre nur sehr wenig hervortretende Mitochondrienkörper (Fig. 9) besitzen; dabei ist es uns auffallend gewesen, daß die Mehrzahl der Spermatiden nicht Mitochondrienkörper von mittlerer Größe besitzen, daß vielmehr relativ große und relativ kleine Mitochondrienkörper am häufigsten anzutreffen sind.

Diese wechselnde Mächtigkeit des Mitochondrienkörpers in Zellen desselben Follikels scheint auf eine Ungleichartigkeit dieses Gebildes hinzudeuten; da es uns aber, wie oben erwähnt, nicht gelungen ist, zur Darstellung des Körpers einigermaßen zuverlässige Methoden in Anwendung zu bringen, sind wir nicht imstande, über diesen Punkt nähere Aufklärungen zu liefern.

Der Mitochondrienkörper hat in den Spermatiden denselben Bau und dieselbe Lage wie in früheren Generationen, ist nur gewöhnlich etwas stärker gewölbt und dichter um das Cytocentrum gesammelt.

Die Centriolen (05 *b*) der männlichen Geschlechtszellen von *Myxine* besitzen Stäbchenform und vermehren sich durch Entwicklung seitlicher Knospen. Die Bildung der Knospen fängt während der beginnenden Prophase der Zellteilungen an, und die Lostrennung derselben von den Muttercentriolen findet regelmäßig während der Telophase statt.

In gar nicht seltenen Fällen aber eilt in den Spermatocyten die Entwicklung der Centriolen derjenigen des Kernes voran, und die Lostrennung der Knospen (Verdoppelung der Centriolen) vollzieht sich schon vor dem Ablaufe der Mitose. Man bekommt dadurch drei- oder vierpolige Mitosen (05 a, Fig. 115, 142; 05 b, Fig. M, N, O). Wenn die Trennung der zusammengehörigen Centriolen keine allzu große ist, macht sie in der Bildung der Tochterkerne wohl keine

Störung. Nicht ganz selten werden aber, wenn sich die Centriolen weit trennen, die Chromosomen der Tochterplatten auseinander gerissen, und es bilden sich in den Tochterzellen zwei Kerne, die meistens von ungleicher, seltener von gleicher Größe (vgl. Fig. B.) sind. Zellen mit geteilten Kernen kommen sowohl unter den Zellen der Interkinese wie unter den Spermatiden ab und zu vor; bei einigen Tieren sind sie entschieden häufiger als bei andern, auch kommen sie mit Vorliebe in gewissen Follikeln vor, wo manchmal sämtliche Zellen Zeichen einer verfrühten Entwicklung der Centriolen aufweisen. Wie unten näher erörtert werden soll, sind sehr wahrscheinlich mehrere abnorme Spermienformen auf eine solche verfrühte Entwicklung der Centriolen der Spermatocyten zurückzuführen.

Fig. B.

Spermatocyten II mit geteilten Kernen. Z. Centriolen. Sonstige Bezeichnungen und Vergr. wie Fig. A. $^2/_3$.

Während der Konjugationsperiode nehmen die Centriolen an Größe zu und sind von jetzt an immer etwas größer als in den Spermatogonien. Von dieser Zeit an kommt ihnen auch die Fähigkeit zu, einen Achsenfaden zu bilden. Während der frühen Prophase der ersten Reifungsteilung findet man nicht ganz selten einen kurzen, aus dem Zelleibe kaum hervorragenden Achsenfaden mit dem peripherischen Ende des einen oder beider Muttercentriolen im Zusammenhang. Noch viel häufiger kommen solche Fäden während der Interkinese vor; in den Mitosen haben wir sie aber nie beobachtet.

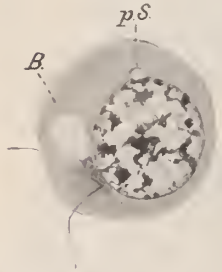
Sowohl in der Telophase der ersten als besonders in derjenigen der zweiten Reifungsteilung entfernen sich oft die Centriolen weit von der Tochterplatte, wodurch eine spitzige Hervortreibung des Zellleibes zustande kommt (vgl. 05 b, Fig. K und 183).

Nach beiden Reifungsteilungen machen die Centriolen eine schnell verlaufende Wanderung, die im ganzen gegen 180° beträgt, um den jungen Kern herum, so daß sie schließlich nahe an den Verbindungsfaden und der neugebildeten Zellenwand zu liegen kommen (vgl.

Fig. 3). Gleichzeitig senken sich die Centriolen aus ihrer ursprünglichen Lage dicht unter der Zelloberfläche tiefer ins Cytoplasma hinein und drehen sich dabei, so daß ihre Achse, die während der Teilungsphasen der Zelloberfläche parallel war, schließlich dazu kommt, mit dieser einen offenen Winkel zu bilden (Fig. 3—5).

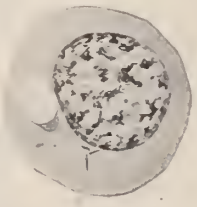
Während nach früheren Teilungen das Tochtercentriol bald die Größe des Muttereentriols erreicht und sich von diesem trennt, bleibt in den Spermatiden das Tochtereentriol in der Regel hinter dem Muttercentriol an Größe zurück und mit demselben in Verbindung. Diese Verbindung ist anfangs meistens recht innig, und die Centriolen behalten deswegen dieselbe Stellung zueinander wie in den Teilungen — das Tochtercentriol ist bald nahe der Mitte, bald nahe einem der Enden mit dem Muttercentriol verbunden und bildet mit diesem einen ungefähr rechten Winkel. Mit der späteren Entwicklung lockert sich aber oft die Verbindung zwischen den Centriolen, und diese werden mehr oder weniger gegeneinander verschoben. In älteren Spermatiden sind die Centriolen in der Regel an ihren proximalen Enden miteinander verbunden, seltener liegt das Tochtercentriol wie der Querstrich eines T über das proximale Ende des Muttercentriols oder mit diesem parallel.

Fig. C.



Spermatide mit zwei Achsenfäden. Bezeichnungen und Vergr. wie Fig. A. $^2/_3$.

Fig. D.



Spermatide mit drei Centriolen. Bezeichnungen und Vergr. wie Fig. A. $^2/_3$.

Das Muttercentriol stellt das distale, das Tochtereentriol das proximale Centriol der Spermatide dar; an seinem peripherischen Ende trägt das erstere einen feinen Achsenfaden.

Von dem hier geschilderten Verhalten der Centriolen ausgewachsener Spermatiden kommen ab und an Abweichungen vor:

1. Die Centriolen können voneinander vollkommen getrennt sein, ein Verhalten, das schon dadurch zustande kommen kann, daß während der Wanderung der Centriolen in der Telophase das Tochtereentriol hinter dem Muttereentriol zurückbleibt (Fig. 8, obere Zelle).

2. Die Centriolen können von gleicher Größe sein und sogar in einzelnen Fällen beide Achsenfäden tragen (Fig. C.).

3. In älteren Spermatiden können anstatt zwei Centriolen drei

vorhanden sein (Fig. D und 18). In einigen Fällen ist die Dreizahl sicher durch Querteilung des proximalen Centriols hervorgegangen, ob sie auch auf andere Weise (z. B. durch Knospung) hervorgehen kann, lassen wir unentschieden.

Die Sphäre und ihre Differenziationen (Sphären- und Spitzenbläschen) (05 a, S. 283—291). In den Spermatogonien sind die Centriolen von einer geringen Menge hellen Centroplasmas umgeben, das wieder allseitig von der eigentlichen Sphäre umschlossen wird.

Während der Konjugationsperiode erleidet die Sphäre gewisse charakteristische Veränderungen[1]: Ihre äußere Schicht nimmt an Mächtigkeit zu und wird zugleich unregelmäßiger, wie geballt. Die Sphärenballen werden allmählich kompakter und von der Umgebung abgegrenzt, sie bilden sich in kleine, homogen oder schwach körnig erscheinende, stärker färbbare Kügelchen um. Innerhalb dieser Kügelchen beginnt jetzt eine Ansammlung von Flüssigkeit, und sie wandeln sich dadurch in ovoide Bläschen um, deren Längsachse gegen das Cytocentrum zeigt, und deren dem Centrum zugekehrte, in die Sphäre eintauchende Wand eine oft lunulaartig abgegrenzte Verdickung, den unveränderten Teil des ursprünglichen Sphärenkügelchens, aufweist (05 a, Fig. 69, 72, 78, 90—91, Fig. 108 dieser Arbeit), während der entgegengesetzte, im Cytoplasma freiliegende Teil äußerst dünnwandig ist. Durch immer zunehmende Ansammlung klarer Flüssigkeit in diesen Bläschen, vielleicht auch durch Zusammenfließen mehrerer solcher, entstehen die größeren Sphärenbläschen. Ältere Spermatocyten I besitzen gewöhnlich zwei (nicht selten auch drei bis vier) solche Sphärenbläschen, oft von verschiedener Größe. Gegen die Prophase der ersten Reifungsteilung trennen sich gewöhnlich die Bläschen von der Sphäre los, wobei die Lunulae am längsten mit ihr in Verbindung bleiben (05 a, Fig. 73, 78, 05 b, Fig. 173—174); sie erhalten jetzt ihre Lage am Rande des Mitochondrienkörpers (05 a, Fig. 73 und 92). Wenn zwei Bläschen vorhanden sind, liegen sie häufig einander gegenüber, zu beiden Seiten

[1] Wie in einer früheren Arbeit (06, S. 456) erwähnt, haben wir während der Konjugationsperiode bei *Myxine* in einzelnen Fällen feine Fäden wahrnehmen können, die sich von den Enden der Chromatinschlingen in die Sphäre hinein fortsetzen, ähnlich wie Jansens (05) bei *Batrachoseps* beschrieben hat. Man muß wohl in diesen Fäden den Ausdruck einer zu dieser für die ganze Entwicklung der Geschlechtszellen so bedeutungsvollen Zeit besonders lebhaft vorsichgehenden Wechselwirkung zwischen Sphäre und Chromosomen erblicken.

der Sphäre. Die Wandverdickungen (Lunulae) sind jetzt undeutlicher geworden und lassen sich in vielen Fällen nicht mehr nachweisen.

Während der Entwicklung der ersten Reifungsmitose sind die Sphärenbläschen in der Regel zwischen der Spindelfigur und der Zellperipherie (05 a, Fig. 95—97), in seltneren Fällen zwischen den Zugfasern (05 a, Fig. 98) gelegen. In der Metaphase behalten sie ihre Lage (05 a, Fig. 99 und 108), ihre Konturen verlieren aber jetzt allmählich an Schärfe (vorliegende Arbeit Fig. 1—2); in der Anaphase lassen sie sich gewöhnlich nicht mehr nachweisen; sie haben sich aufgelöst und ihren Inhalt im Cytoplasma verteilt. Nur in seltneren Fällen haben wir auch während der frühen Telophase klare, recht wohlbegrenzte Bläschen zwischen den Verbindungsfäden (05 a. Fig. 113 und 116) oder außerhalb der Teilungsfigur (05 a, Fig. 117) beobachtet.

Wenn nach Ablauf der ersten Reifungsteilung sich die Kerne der Spermatocyten II gebildet haben, finden wir auch im Cytoplasma dieser Zellen ein oder zwei Sphärenbläschen von demselben charakteristischen Bau wie die der Spermatocyten I, in der Regel aber von etwas geringerer Größe als diese. In den verschiedenen Phasen der zweiten Reifungsteilung verhalten sich die Bläschen auf genau dieselbe Weise wie in der ersten Reifungsteilung. Auch die jungen Spermatiden besitzen zu der Zeit, wo eine Kernmembran gebildet worden ist, ein Sphärenbläschen von typischer Gestalt (vgl. Fig. 8).

Wie haben sich nun die Bläschen nach den beiden Reifungsteilungen wieder gebildet?

Von diesem Prozesse haben wir früher eine Schilderung geliefert, die nach unsren späteren Beobachtungen zwar einem möglichen, sicherlich aber nicht dem typischen Verlauf desselben entspricht.

Wie oben erwähnt, kommen sowohl während der Anaphase wie der Telophase beider Reifungsteilungen in seltenen Fällen zwischen den Verbindungsfäden oder außerhalb der Spindelfigur im Cytoplasma helle Bläschen vor. Später, während der Bildung der jungen Kerne, sieht man in der ganz überwiegenden Mehrzahl von Zellen ein größeres oder mehrere kleine helle Bläschen, die sich zwischen den Chromosomen ins Cytoplasma hervorwölben (05 a, Fig. 121—124, 149—150, vorliegende Arbeit, Fig. 3, 5, G, H). Noch etwas später sind diese Bläschen verschwunden, jetzt findet man aber im Cytoplasma, in der Regel im Anschluß an das Cytocentrum, ein (oder in den Spermatocyten II häufig zwei) Sphärenbläschen.

Alle diese Bläschenbildungen haben wir früher miteinander in Verbindung gebracht. Was die sich aus den jungen Kernen hervorwölbenden Bläschen betrifft, so haben wir gemeint, daß sie in seltenen Fällen direkt aus Bläschen hervorgehen könnten, die sich durch die ganze Teilung hindurch erhalten hatten, daß sie am häufigsten aber durch ein im Anschluß an die Tochterplatten stattfindendes Zusammenfließen des während der Metaphase im Cytoplasma verteilten Sphärenbläscheninhalts gebildet wurden. Durch Lostrennung vom Kerne und nachträgliche Verbindung mit dem Cytocentrum sollten sich nun diese Bläschen zu den Sphärenbläschen der jungen Zellen umbilden.

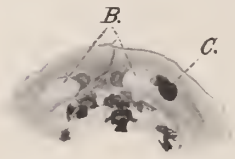
Was die erstere dieser Möglichkeiten betrifft, daß Sphärenbläschen, wenigstens zum Teil, durch die Teilungsphasen hindurch sich erhalten und als solche in die Sphärenbläschen der Tochterzellen übertreten können, so meinen wir auch jetzt, daß eine solche Möglichkeit nicht ausgeschlossen werden kann. Bläschen wie die in Fig. 113, 116—118, 148 (05 a) abgebildeten müssen mit größter Wahrscheinlichkeit als Reste der Sphärenbläschen der vorausgehenden Zellgeneration aufgefaßt werden. Derartige dünnwandige, mit keiner Lunula versehenen Bläschen können zwar vielleicht in die Bildung junger Sphärenbläschen hineingezogen werden, solchen aber sicher nicht den Ursprung geben.

Wie ist es nun mit der zweiten Bildungweise der Sphärenbläschen der jungen Zellen, die wir früher als die typische geschildert haben? Sind die klaren Bläschen, die aus den in Bildung begriffenen jungen Kernen herausragen und sich in der ganz überwiegenden Mehrzahl der Fälle als Neubildungen der Telophase ergeben, als junge Sphärenbläschen zu betrachten? Sicherlich nicht. Derartige Bläschen, die auch bei andern Objekten vorkommen können, stehen unzweifelhaft zur Bildung der Kernvacuole in engster Beziehung. Ähnliche Gebilde treten, wenn auch mit geringerer Deutlichkeit, nach den Spermatogonienteilungen auf, und man kann durch Verfolgung der Entwicklung des Kernes wahrnehmen, wie sich diese Bläschen gleichzeitig mit dem Wachstum des Kernes allmählich verkleinern, indem sie in den Kern hineingezogen werden [1].

[1] An Präparaten, wo sich die Tochterplatten durch Einwirkung der Reagentien stark kontrahiert zeigen, sind die Bläschen größer und gegen das umliegende Cytoplasma schärfer konturiert als an Präparaten, wo sich der gegenseitige Abstand der Chromosomen erhalten hat. Der lampenschirmähnlichen Form solcher kontrahierten Tochterplatten entsprechend findet man gewöhnlich, daß sich zwei Bläschen, ein kleineres polares und ein größeres, diesem gegenüberliegendes, aus ihnen hervorwölben.

Die Sphärenbläschen der jungen Zellen aber, die zu derselben Zeit wie die Kernvacuole gebildet werden, gehen auf prinzipiell dieselbe Weise wie in den Spermatocyten I hervor, d. h., sie entstehen immer aus Sphärenballen: diese ziehen von der Umgebung Flüssigkeit an sich, werden vielleicht selbst zum Teil verflüssigt und bilden dadurch helle Bläschen, denen sie als Lunulae anhaften bleiben.

Fig. E.

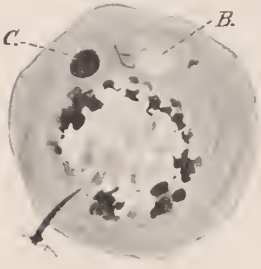


Polteil einer jungen Spermatocyte II mit zwei Sphärenbläschen. Bezeichnungen und Vergr. wie Fig. A. $^2/_3$.

Sowohl in den Spermatocyten II als in den Spermatiden geht die Bildung der Sphärenbläschen rascher als in den Spermatocyten I vor sich, was wahrscheinlich darauf beruht, daß die Stoffe, aus denen die Bläschen aufgebaut sind, diesen Zellen schon mehr oder weniger fertiggebildet zugeführt werden.

Wie und in welcher Gestalt die Lunulasubstanz die Zellteilungen passiert und auf die Tochterzellen übergeführt wird, läßt sich schwer entscheiden. Wir haben gesehen, daß, wenn sich in den Spermatocyten I die Bläschen von der Sphäre lostrennen, die Lunulae am längsten mit dieser in Verbindung bleiben, und daß die im Cytoplasma freiliegenden Bläschen entweder keine oder nur eine ganz undeutliche, locker gebaute Lunula besitzen. Es läßt sich hiernach vermuten, daß die Substanz der Lunulae zum Teil wieder in die Sphäre eintreten kann. Der den freien Bläschen manchmal noch anhängende Lunularest verschwindet während der späteren Prophase vollständig. Ob er aufgelöst oder in Gestalt von ganz kleinen Körnchen im Cytoplasma verteilt wird, können wir nicht sagen. Die ihrer Lunula beraubten Bläschen sind als hinfällig zu betrachten, und ihr Inhalt wird (s. o.) während der Zellteilung im Cytoplasma verteilt.

Fig. F.



Junge Spermatocyte II mit einem Sphärenbläschen. Bezeichnungen und Vergr. wie Fig. A. $^2/_3$.

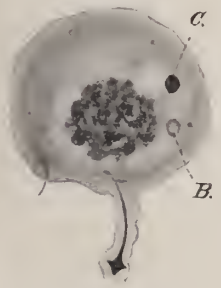
Die Neubildung der Sphärenbläschen der jungen Zellen geht typischer Weise in engem Anschluß an das Cytocentrum vor sich (vgl. Fig. 3—5, E und F). Sie fängt gewöhnlich schon während der Wanderung der Centriolen um den Kern herum an und vollzieht sich, nachdem diese Wanderung beendigt ist. Da die Vacuolisation der Sphärenkügelchen bald etwas früher, bald etwas später anfängt,

so ist die Größe der Sphärenbläschen bei Zellen gleichen Alters oft recht verschieden.

Während in den Spermatocyten II oft gleichzeitig zwei Sphärenbläschen zur Entwicklung gelangen (Fig. E), wird in den Spermatiden regelmäßig nur ein Bläschen gebildet.

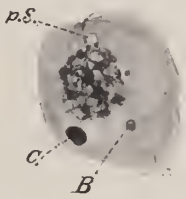
In seltneren Fällen scheint das Sphärenbläschen der jungen Spermatocyten II und Spermatiden nicht im Anschluß an das Cytocentrum, sondern außerhalb desselben im Cytoplasma, aus hier belegenen Sphärenkügelchen (Fig. G und H) entstehen zu können, die anfangs locker gebaut sind, allmählich aber dasselbe Aussehen wie die in der Sphäre entstehenden Kügelchen zu gewinnen scheinen. Diese Sphärenballen sind wahrscheinlich durch Ansammlung von

Fig. G.



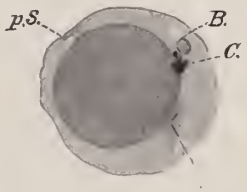
Junge Spermatocyte II. Bezeichnungen und Vergr. wie Fig. A. $^2/_3$.

Fig. H.



Junge Spermatide. Bezeichnungen und Vergr. wie Fig. A. $^2/_3$.

Fig. J.



Ausgewachsene Spermatide. Das Sphärenbläschen klein, ohne Verbindung mit dem Centrum. Bezeichnungen und Vergr. wie Fig. A. $^2/_3$.

Lunulasubstanz gebildet worden, die sich während der vorausgehenden Prophase im Cytoplasma verteilt hat.

In den ausgewachsenen Spermatiden liegt das eiförmige Sphärenbläschen in der Regel dem Cytocentrum nahe und kehrt seine Lunula gegen die Centriolen (Fig. 9, 11—13, A, C, D); zwischen diesen beiden Gebilden besteht gewöhnlich eine innige Verbindung, indem sie direkt aneinander liegen oder durch deutliche Züge miteinander verbunden sind.

Sowohl in jüngeren als in älteren Spermatiden kann es aber vorkommen, daß das Sphärenbläschen vom Cytocentrum mehr oder weniger weit entfernt liegt und sogar seine Lunula von diesem wegwendet. Wie dies Verhalten der Bläschen in den einzelnen Fällen zu erklären ist, darüber sind wir nicht vollkommen klar geworden. Wenn es sich um jüngere Spermatiden handelt, liegt es nahe anzunehmen, daß wir mit Sphärenbläschen, die außerhalb des Cytocentrums

im Cytoplasma gebildet worden sind (vgl. oben), zu tun haben. In einzelnen solchen Fällen ist es uns aufgefallen, daß das im Cytoplasma gelegene Sphärenbläschen kleiner war, als man es nach der sonstigen Entwicklung der Spermatide hätte erwarten sollen (Fig. J). Einmal sahen wir außer den im Cytoplasma gelegenen Bläschen auch ein kleines lunulaartiges Gebilde im Anschluß an das Cytocentrum, während die Centriolen der Spermatiden zu dieser Zeit sonst nur von einer spärlichen Menge unregelmäßig gelagerter, undifferenzierter Sphärensubstanz umgeben werden. Ein solches Bild wird man sich durch die Annahme erklären können, daß die Lunulasubstanz dieser Zelle nach der Teilung zum Teil frei im Cytoplasma, zum Teil aber in der Sphäre gelegen war.

Das primäre Spitzenbläschen stellt ein unansehnliches, in den meisten Fällen schwer erkennbares Gebilde dar, dessen Vorhandensein wir erst in der letzten Generation der männlichen Geschlechtszellen, den Spermatiden, haben festellen können; seine Entwicklung fängt aber hier sehr früh, noch früher als die des Sphärenbläschens an.

Wie oben geschildert, entfernen sich die Centriolen in der Telophase der II. Reifungsteilung gewöhnlich recht weit von der Tochterplatte, um nach kurzer Zeit aber wieder ihre frühere Lage zum Kerne einzunehmen. Die Zugfasern sind jetzt aufgelöst und die Centriolen von einer feinkörnigen Sphäre, die zwischen ihnen und dem Kerne ihre größte Ausbreitung hat (05 a, Fig. 149), umgeben. In dieser Partie der Sphäre bilden sich bald ein oder ein Paar recht undeutliche kleine Kügelchen oder winzige Bläschen, die sich dem jungen Kerne dicht anlegen und, wenn die Centriolen mit der übrigen Sphäre ihre Wanderung antreten, an dieser Stelle zurückbleiben (Fig. 5, 6 und H). Diese kleine Sphärendifferenziation stellt die erste Anlage des Spitzenstücks des Spermiums dar.

Während des Wachstums der jungen Spermatide gehen innerhalb der Spitzenanlage gewisse Veränderungen vor sich, die sich aber schwer im einzelnen verfolgen lassen. Als Resultat dieser Umbildung ergibt sich ein kleines helles oder etwas dichteres Gebilde, das dem Kerne dicht angeschmiegt und von einer gewöhnlich einseitig stärker hervortretenden, verdichteten Zone umgeben ist; wir haben dieses Gebilde »das primäre Spitzenbläschen« genannt (vgl. *p.S.* Fig. 7—15, A, C, J).

Wie schon erwähnt, ist das Bläschen nur wenig hervortretend, und es läßt sich nur an sehr gut gelungenen Präparaten nachweisen.

Am besten haben wir sein Schicksal an Präparaten verfolgen können, die nach Fixierung mittels Hermanns Flüssigkeit mit Eisenhämatoxylin und Fuchsin gefärbt waren. Das primäre Spitzenbläschen zeigt an solchen Präparaten einen leicht rötlichen Ton.

Während der ganzen späteren Entwicklung der Spermatide behält das primäre Spitzenbläschen seine Lage zum Kerne unverändert, die Spermatide stellt somit schon von Anfang an ein polares Gebilde dar, dessen Vorderende durch die Lage des primären Spitzenbläschens gegeben wird und dessen Achse durch das Centrum des Kernes und das Bläschen verläuft.

2. Umlagerungsperiode.

Nachdem die Spermatiden ihren ausgewachsenen Zustand erreicht haben, bleiben sie lange scheinbar unverändert. Während man in Testisfollikeln [1]), deren Zellen in Teilung begriffen sind oder sich in der Interkinese befinden, oft eine ganze Reihe verschiedener Entwicklungsstadien innerhalb ein und desselben Follikels vorfinden kann, so gilt für die erwähnte Periode, die man gewissermaßen die »Ruheperiode« der Spermatiden nennen könnte, dasselbe wie für die Ruheperiode der Spermatogonien und besonders für die Konjugationsperiode der Spermatocyten, daß häufig Follikel anzutreffen sind, deren Zellen alle dasselbe Aussehen tragen und deren relatives Alter sich deswegen schwerlich bestimmen läßt.

Auf diese Periode scheinbarer Ruhe, in der wir aber annehmen müssen, daß die verschiedenen Teile der Spermatide in besonders lebhafter innerer Tätigkeit begriffen sind, folgt nun eine Reihe Hand in Hand einsetzender und sich in rascher Folge abspielender äußerer Veränderungen, durch die die spezifischen Teile der Zelle auf bestimmte Weise zur Bildung einer jungen »Spermiumanlage« miteinander verbunden und von den für die weitere Entwicklung dieser Anlage, die Spermienreifung, überflüssigen Teilen getrennt werden. Diese kurze »Umlagerungsperiode« ist entschieden die interessanteste in der ganzen Entwicklungsgeschichte der Spermatiden von *Myxine*, und wir haben uns besonders bemüht, die sich in ihr vollziehenden Veränderungen der Zellen genau zu verfolgen; leider sind aber Bilder aus dieser Periode eben relativ selten anzutreffen und immer sehr

[1]) Die einzelnen Hodenfollikel enthalten bei *Myxine* in der Regel, wie früher beschrieben, nur einander nahestehende Entwicklungsstadien der Geschlechtszellen (vgl. 05a, Fig. 1).

schwer zu deuten, und es ist uns deshalb nicht in allen Punkten gelungen, zur erwünschten Klarheit zu gelangen.

Die erste Veränderung, die an der ausgewachsenen Spermatide erkennbar wird, besteht gewöhnlich darin, daß die Centriolen gegen den Kern vorrücken und sich an die Oberfläche desselben anlegen.

Die Centriolen zeigen beim Antreten ihrer Wanderung in der Regel eine solche Stellung, daß das distale Centriol nach vorne verlängert den Kern etwa tangieren würde, während das proximale Centriol mit dem distalen einen nach hinten offenen, mehr oder weniger spitzen Winkel bildet Fig. 12—13), oder, seltener, ungefähr in der proximalen Verlängerung desselben liegt. Das Heranrücken der Centriolen an den Kern geht nun auf die Weise vor sich, daß das distale Centriol, das, wie es scheint, meistens die Bewegung leitet, mit dem Achsenfaden in der Richtung seiner Achse nach vorne wandert, oder wenn es mehr nach der Peripherie der Zelle hin gelegen war, in schräger Linie gegen den Kern vorrückt, bis es ihn erreicht hat. Es scheint sich jetzt gleich in seiner ganzen Länge an der Kernoberfläche zu befestigen, während das proximale Centriol scheinbar oft recht lange an der Kernoberfläche nur lose befestigt ist. In seltenen Fällen kann es vorkommen, daß das Vorrücken des proximalen Centriols an den Kern erheblich verspätet (oder völlig gehemmt?) sein kann (Fig. L).

Die Stelle des Kernes, wo die Vorderenden der Centriolen befestigt werden, liegt in der Regel dem primären Spitzenbläschen nicht genau gegenüber, ebensowenig wie sie dem späteren Hinterende des Spermienkopfes entspricht, sondern ist etwas vor diesem Punkte gelegen.

Nach der Befestigung der Centriolen am Kerne ist dieser als ein bilaterales Gebilde aufzufassen, dessen Sagittalebene durch die Centriolen verläuft und den Kern in zwei nicht völlig symmetrische Hälften teilt. Eine zur Sagittalebene senkrechte Achsenebene zerlegt den Kern in zwei Teile, von denen wir denjenigen, der die Centriolen trägt, den dorsalen, den gegenüberliegenden Teil den ventralen nennen werden. Der Achsenfaden verläuft in ventraler und in der Regel zugleich in etwas seitlicher Richtung, der früheren Bahn der Centriolen entsprechend, durch das Cytoplasma zur Zelle hinaus (Fig. 14 bis 22).

Indem sich die Centriolen an den Kern anlegen, bildet sich an diesem in der Verlängerung des Achsenfadens eine mehr oder weniger

ausgeprägte, längliche Vertiefung, die am Rücken des Kernes, von der Befestigungsstelle der Centriolen in schiefer Richtung nach vorne zieht (Fig. K, L, M, O, 16) und auch auf den hinteren Polteil des Kernes etwas übergreift.

Bei ihrer Wanderung werden die Centriolen von der Sphäre und dem Mitochondrienkörper begleitet. Die Sphäre tritt dabei häufig als ein dunkles Kegelchen hervor, das mit breiter Basis dem Kerne ansitzt und seine Spitze gegen die Centriolen richtet, und in dem sich feine, von den Centriolen nach dem Kerne hinziehende Züge wahrnehmen lassen [1]). Nach ihrer Befestigung am Kerne zeigen sich die Centriolen von einer recht spärlichen, dem Kerne dicht angeschmiegten, manchmal schön radiär gebauten Sphäre umgeben. Nicht selten lassen sich auch während dieser Zeit in der Umgebung der Centriolen und des proximalen Teiles des Achsenfadens verschiedene, schwer analysierbare Differentiationen, wie kleine, undeutlich begrenzte Bläschen und Kügelchen beobachten, über deren Ursprung und Bedeutung wir aber nichts mitteilen können.

Zu gleicher Zeit, da sich die Centriolen dem Kerne anlegen und dieser die eben geschilderte Gestaltveränderung erleidet, treten auch in der Zusammensetzung des Kernes gewisse Veränderungen ein, indem teils Stoffe aus demselben ins Cytoplasma hinaus, teils von diesem in den Kern hineintreten.

Was das Hinaustreten von Stoffen aus dem Kerne betrifft, so können wir mit Sicherheit darauf bauen, daß ein solches stattfindet, da nämlich der Kern allmählich an Größe abnimmt und dabei immer stärker und gleichmäßiger tingierbar wird. Es findet also ein Austreten von Flüssigkeit aus dem Kerne statt. Während dieser beginnenden Kondensation des Kernes wird sein chromatischer Inhalt feiner und gleichmäßiger als früher in seinem Inneren verteilt, doch treten immer zwischen den feinen Körnchen einige größere, stärker tingierbare Körperchen hervor. Eine Anhäufung solcher Körperchen oder eine Art von Chromatinknoten läßt sich zu dieser Zeit fast immer in der zentralen Partie des Kernes nachweisen (Fig. 11, 14—15); von diesem Knoten strahlen nach allen Richtungen Chromatinzüge aus; einige dieser, die gegen das primäre Spitzenbläschen hinziehen, treten oft besonders deutlich hervor.

[1]) Ab und an haben wir Bilder angetroffen, die darauf hindeuten, daß sich der Kern den heranrückenden Centriolen entgegen zäpfchenartig hervorbuchten kann, ähnlich wie Meves (98) bei der Ratte, Broman (01, 07) beim Frosche beobachtet hat.

Gleichzeitig mit oder vielleicht etwas vor der beginnenden Größenabnahme des Kernes erfährt er, wie erwähnt, auch einen Stoffzuwachs, indem nämlich der ursprünglich aus dem Kerne stammende chromatoide Körper, der seit der Konjugationsperiode im Cytoplasma verweilt hat, jetzt wieder in den Kern hineinwandert.

Das Eintreten des chromatoiden Körpers in den Kern vollzieht sich in der Regel erst nach der Befestigung der Centriolen an demselben, wird aber, wenn diese noch im Cytoplasma gelegen sind, vorbereitet.

Die eben ausgewachsene Spermatide besitzt gewöhnlich (vgl. oben) einen einzelnen, wohlbegrenzten chromatoiden Körper, seltener eine Gruppe von zwei bis mehreren miteinander vereinigten kleineren Körperchen. In älteren Spermatiden aber ist der Körper in der Regel von unregelmäßiger Gestalt, oft zeigt er Hantelform oder besteht aus zwei bis drei oder mehreren Kügelchen, von denen gewöhnlich eins erheblich größer als die übrigen und mit diesen durch feine Brücken verbunden ist (Fig. A, 98). Wo dies letztere Verhalten ausgeprägt ist, hat es den Anschein, als ob der chromatoide Körper mit zahlreichen Pseudopodien versehen wäre. Diese Ausläufer sind meistens alle derselben Richtung zugekehrt, und zwar gewöhnlich entweder gegen die Zellperipherie oder gegen den Kern (Fig. J, L, M, 11, 14).

Die erwähnten Gestaltveränderungen des chromatoiden Körpers können in gewissen Fällen zu wirklicher Teilung des Körpers führen, dementsprechend finden wir in älteren Spermatiden nicht ganz selten zwei oder drei chromatoide Körper, die voneinander getrennt in den Kern hineinwandern können (Fig. K und 14—15); gewöhnlich scheint aber keine Teilung des Körpers einzutreten; wir glauben deswegen, daß bei diesen Veränderungen innere Umwandlungen des Körpers und Wechselwirkung zwischen demselben und den Umgebungen die Hauptrolle spielen. Wenn in etwas späteren Stadien aber »Pseudopodien« vom chromatoiden Körper zum Kerne hintreten, so läßt sich wohl annehmen, daß durch sie das Hineintreten des Körpers in den Kern vermittelt wird.

Nachdem der chromatoide Körper durch die Membran in den Kern hineingewandert ist, läßt er sich zunächst eine kurze Zeit auf der inneren Seite der Membran als einheitlicher Körper nachweisen. Nicht selten haben wir innerhalb der Kernmembran einen solchen Körper beobachten können, von dem sich pseudopodienähnliche Ausläufer durch die Membran ins Cytoplasma heraus erstreckten. In

solchen Fällen haben wir sehr wahrscheinlich mit Körpern zu tun, die eben in der Durchwanderung begriffen sind (Fig. M und 14).

Wenn der Körper die Kernmembran eben durchwandert hat und deren inneren Seite noch anliegt, findet man nicht selten außerhalb der Membran im Cytoplasma feine Bläschen[1], die die frühere Lage des Körpers bezeichnen (Fig. K), die aber bald wieder schwinden, indem sich die Körper selbst nach kurzer Zeit ins Innere des Kernes hineinsenken, um als kleinste, geformte Partikel in den Kern herum verteilt zu werden (Fig. 99—104).

Wie man sieht, erinnern die während der Einwanderung des chromatoiden Körpers in den Kern zutage tretenden Erscheinungen bis zu einem gewissen Grade an diejenigen, die uns beim Hinaus-

Fig. K.

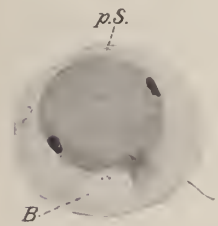


Fig. L.

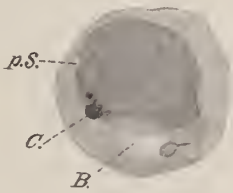
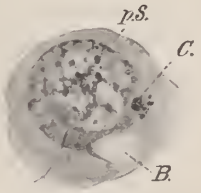


Fig. M.



Drei Spermatiden nach der Befestigung der Centriolen an der Kernoberfläche. Das proximale Centriol zeigt in Fig. L ein abweichendes Verhalten, indem es, anstatt mit dem distalen Centriol gegen den Kern vorgerückt zu sein, in Verbindung mit der Lunula des Sphärenbläschens im Cytoplasma zurückgeblieben ist. Die Figuren zeigen verschiedene Stadien der Einwanderung des chromatoiden Körpers in den Kern.
Bezeichnungen und Vergr. wie Fig. A. 2/3.

treten der chromatoiden Substanz aus dem Kerne in umgekehrter Richtung begegneten. Doch haben wir zwischen beiden Vorgängen einen wesentlichen Unterschied gefunden; während ihrer Auswanderung aus den Kernen der Spermatocyten und in der nächst folgenden Zeit erlitt die chromatoide Substanz eine chemische Umwandlung, die sich durch das Hervorgehen eines rein eosinophilen Körpers aus der ursprünglich rein basophilen Substanz kundgab; in den Spermatiden aber wird die Durchwanderung des chromatoiden Körpers durch die Kernmembran von keiner Änderung der Farbenreaktion desselben begleitet. Die durch den Kern zerstreuten Teile des chromatoiden Körpers lassen sich vielmehr während der späteren Umbildung des Kernes lange Zeit durch ihre Affinität zum Eosin nachweisen (Fig. 100

[1] Das Vorkommen solcher Bläschen kann das Studium der von der Sphäre herstammenden Bläschen der Spermatide manchmal erheblich erschweren.

bis 104, und sie treten um so deutlicher gegen das Chromatingerüst hervor, als sie sich meistens von einem hellen Hofe umgeben zeigen.

Sehr eigentümlich ist es nun aber, daß, nachdem der chromatoide Körper in den Kern hineingetreten ist und sich im Inneren desselben verteilt hat, das chromatische Kerngerüst gleichzeitig mit der Kondensation des Kernes allmählich sein Verhalten zu Farbstoffen ändert, so wie es besonders an Präparaten, die mit Methylenblau und Eosin gefärbt sind, sehr schön hervortritt. Nach gelungener Behandlung mit diesen Färbemitteln nimmt das Chromatin in früheren Stadien beide Farbstoffe, besonders aber das Methylenblau auf und bekommt dadurch einen etwas ungleichmäßigen blau-violetten Farbenton (Fig. 97—99). Nach der Verteilung des chromatoiden Körpers im Kerne wird aber an unsren Präparaten der Kerninhalt, gleichzeitig wie er sich diffuser färbt, allmählich reiner blau (Fig. 100—105), bis sich schließlich, wenn die aus dem chromatoiden Körper stammenden rotgefärbten Partikel nicht länger nachweisbar sind, der Kopf des jetzt in seiner Entwicklung weit vorgerückten Spermiums fast ausschließlich rein blau färbt.

Ob der chromatoide Körper an jeglicher Stelle der Kernoberfläche hindurchtreten kann, oder ob in dieser Hinsicht gewisse Stellen bevorzugt werden, können wir nicht sagen. Recht häufig haben wir beobachtet, daß die Einwanderung zu einer oder zu beiden Seiten der Centriolen (Fig. K, L, M), dem Äquator des Kernes ungefähr entsprechend, stattfindet, während in früheren Stadien der Körper in der Regel mehr nach hinten gelegen war.

Der chromatoide Körper der ausgewachsenen Spermatide wird in seinem Ganzen vom Kerne aufgenommen und scheint keine Spur im Cytoplasma zu hinterlassen. Zwar bemerkt man auch in späteren Stadien ab und zu sowohl in den abgeworfenen Cytoplasmakörpern als in den jungen Spermien kleine Körper, die sich mit Eisenhämatoxylin grau bis schwarz färben (Fig. 23, 33); diese inkonstant vorkommenden Körper scheinen keine besondere Affinität zum Eosin zu besitzen und haben sehr wahrscheinlich mit dem echten chromatoiden Körper nichts zu tun.

Gleichzeitig mit oder unmittelbar nach dem Durchtreten des chromatoiden Körpers durch die Kernmembran und der beginnenden Kondensation des Kernes beginnen zwei weitere wichtige Entwicklungsvorgänge sich in den Spermatiden bemerkbar zu machen, nämlich die Abwerfung des größten Teiles des undifferenzierten

Cytoplasmas und die Wanderung des Sphärenbläschens nach dem Vorderende der Spermatide.

Ähnlich wie es in früheren Generationen der Fall war, hat auch in den Spermatiden das Cytoplasma seine größte Ausdehnung in der Polhälfte der Zelle, ein Verhalten, das dadurch zustande kommt, daß sich das Cytoplasma während der der Telophase folgenden Wanderung der Centriolen mit ihnen nach hinten schiebt. Während der oben geschilderten Veränderungen der Spermatiden zieht sich das Cytoplasma noch weiter rückwärts, wobei die ganze Zelle etwas länglicher wird und oft zugleich eine unregelmäßigere Gestalt bekommt. Wenn die Centriolen ihre Wanderung gegen den Kern hin antreten, ist das primäre Spitzenbläschen, das nach innen dem Kerne dicht anliegt, nach außen meistens nur durch eine schmale Cytoplasmazone von der Zellperipherie getrennt (Fig. 9—10, 12, 14, 97—99, J—O).

Kurz nach der Befestigung der Centriolen am Kerne tritt auch das primäre Spitzenbläschen zu demselben in engste Beziehung, ein Vorgang, der sich im einzelnen sehr schwer verfolgen läßt. Das kleine Gebilde, das sich allmählich stärker kondensiert hat, scheint zuerst als linsenförmiges Körperchen mit der Kernmembran zu verschmelzen, um sich später in den Kern hineinzudrücken, während sich dieser in seiner Umgebung zu einem kleinen, unregelmäßigen Wall zu erheben scheint. Es gelingt jetzt an den Schnittpräparaten nur selten, die Lage des Spitzenbläschens genau zu bestimmen; die Orientierung des Kerngerüsts gegen das Vorderende des Kernes (vgl. o.) tritt aber etwas deutlicher hervor als früher. Etwas seitlich in der vordersten Region des Kernes bemerkt man zu dieser Zeit in der Regel einige größere Klumpen, die sich intensiv und auf ähnliche Weise wie das Chromatin färben, und die zur Spitzenanlage in gewisser Beziehung zu stehen scheinen.

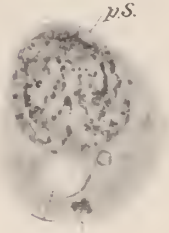
In den ausgewachsenen Spermatiden bestand gewöhnlich, wie wir uns erinnern, eine mehr oder weniger innige Verbindung zwischen dem Sphärenbläschen und den Centriolen. Diese Verbindung wurde durch ein eigenartiges Gebilde, die Lunula, vermittelt, die der gegen die Centriolen hin ausgezogenen Partie der Bläschenwand angeheftet war, und die entweder den Centriolen direkt anlag oder mit ihnen durch deutliche Züge verbunden war. Nur in seltenen Fällen ließ sich keine solche Verbindung zwischen Bläschen und Centriolen nachweisen.

Während des Vorrückens der Centriolen gegen den Kern scheint das Bläschen von ihnen mitgezogen zu werden, wodurch es in der

Regel an der dorsalen Seite des Kernes, etwas seitlich zur Sagittalebene seine Lage bekommt. In dieser Region der Zelle läßt es sich gewöhnlich auch nach der zu dieser Zeit eintretenden Abstoßung des Cytoplasmakörpers nachweisen; mittlerweile hat es aber wichtige Veränderungen erlitten, seine Verbindung mit den Centriolen hat sich allmählich gelockert, die Lunula ist verschwunden oder doch sehr undeutlich geworden, und das Bläschen selbst hat dabei seine frühere Eiform verloren und zeigt sich jetzt sphärisch oder zwischen dem Kerne und der Zellperipherie etwas abgeplattet.

Wir finden somit, daß sich das Sphärenbläschen zu der Zeit, wo es, wie wir annehmen müssen, eben in Begriff ist, seine endliche Bestimmung zu erfüllen, von der Lunula, die für seine Bildung und frühere Entwicklung sicherlich von der allergrößten Bedeutung gewesen ist, befreit. Was wird jetzt aus der Lunula? Hat die Substanz, aus der sie aufgebaut war, ihre Rolle in der Zelle völlig ausgespielt, oder fallen ihr in der bald einsetzenden speziellen Spermienreifung noch weitere Aufgaben zu? Das sind Fragen, die wir trotz der vielen Mühe, die wir auf ihre Lösung verwendet haben, nicht mit Sicherheit beantworten können.

Fig. N.



Ältere Spermatide mit abgelöster Lunula und atypischer Lage des chromatoiden Körpers. Bezeichnungen und Vergr. wie Fig. A. $^2/_3$.

Die Ablösung der Lunula vom Bläschen geht auf recht verschiedene Weisen vor sich, unter denen sich aber zwei Typen unterscheiden lassen. In der ganz überwiegenden Mehrzahl der Fälle verläuft der Vorgang ganz allmählich, indem die Lunula immer kleiner und undeutlicher wird, bis sie sich schließlich, ungefähr zur Zeit der Cytoplasmaabwerfung, unsrer Beobachtung entzieht. Ihre Substanz scheint auf die Umgebung verteilt zu werden, und wir haben manchmal den Eindruck bekommen, daß sie, wenigstens zum Teil, in die Sphäre eingezogen wird. In andern, seltneren Fällen haben wir gefunden, daß die ganze Lunula auf einmal als wohlbegrenzter, sphärischer Körper[1]) vom Bläschen abgelöst wird (vgl. Fig. N). In solchen Fällen zeigt die Lunula in der Regel keine innige Beziehung zu den Centriolen, sondern liegt frei im Cytoplasma, wo sie recht schnell aufgelöst zu werden scheint. Ab und zu haben wir doch in

[1] Sowohl solche »freie« Lunulae als die Lunulae dieser Periode überhaupt zeigen an Osmium-Eisenhämatoxylinpräparaten meistens einen gelblichen Farbenton, der in früheren Entwicklungsperioden weniger hervortretend war.

abgelösten Cytoplasmakörpern Gebilde beobachtet, die in Auflösung begriffenen Lunulae sehr ähnlich sahen.

Es scheint somit, daß die Substanz der Lunulae zum Teil in die Sphäre eintreten kann, um in der weitereren Entwicklung der Spermatide verwendet zu werden, zum Teil aber als ausgebrauchtes Material mit dem Cytoplasmakörper abgeworfen werden kann.

Welches ist nun das endliche Schicksal des Sphärenbläschens selbst, in dem wir die Bestimmung dieses eigentümlichen, in seinem Vorkommen und früheren Verhalten so konstanten Gebildes sehen dürfen?

Die Antwort, die wir auf diese Frage geben können, die uns vor allen andern in der Spermienbildung von Myxine die größten Schwierigkeiten bereitet hat, lautet folgendermaßen:

Unmittelbar nach der Abwerfung des großen Cytoplasmakörpers verläßt das Sphärenbläschen oder der größte Teil desselben seine Lage in der Nähe der Centriolen und wandert, der Kernmembran dicht angeschmiegt und dieselbe oft leicht eindrückend, nach vorn gegen die Stelle, wo das primäre Spitzenbläschen im Kerne eingesenkt liegt; hier angelangt, legt es sich als »sekundäres Spitzenbläschen« dem Kerne dicht an und vervollständigt dadurch die Anlage des Spitzenstückes des Spermiums.

Der Vorgang, den wir hier kurz geschildert haben, ist im einzelnen schwer zu verfolgen[1], und wir dürfen auch nicht mit Bestimmtheit behaupten, daß er sich in allen normalen Fällen auf dieselbe Weise vollzieht. Nach den klarsten Bildern, die wir von der Wanderung des Sphärenbläschens besitzen, zu urteilen, scheint der Vorgang auf die Weise zu verlaufen, daß das Bläschen sich als Ganzes unter steter Größenabnahme nach vorn schiebt. Die Wanderung findet am häufigsten, der früheren Lage des Bläschens entsprechend, an der dorsalen Seite des Kernes entlang statt, indem das Bläschen scheinbar der oben besprochenen Längsfurche desselben folgt (Fig. 14, 16—20, 22), seltner vollzieht sie sich längs der ventralen Seite des Kernes (Fig. L).

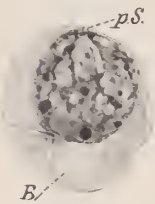
In seltneren Fällen sind uns aber Bilder zu Gesicht gekommen, die auf kompliziertere und zu früherer Zeit eintretende Beziehungen

[1] Was vor allem die Verfolgung des Bläschens während seiner Wanderung und der Bildung der Spitzenanlage erschwert, ist der Umstand, daß das Sphärenbläschen, das nach der Cytoplasmaabwerfung sozusagen an der Oberfläche des Kernes nackt daliegt, bei der Präparation sehr leicht zerstört wird, so daß es manchmal recht schwer oder ganz unmöglich sein kann zu entscheiden, ob die Spitzenanlage fertiggestellt ist oder nicht.

zwischen dem primären Spitzenbläschen und dem Sphärenbläschen hindeuten.

Ein solches Bild haben wir in beistehender Fig. O wiederzugeben versucht; man sieht hier, wie das Sphärenbläschen, an dem keine Lunula mehr beobachtet werden kann, nach vorn und dorsalwärts spitzig ausgezogen ist, und wie von dieser Spitze eine Reihe heller Tröpfchen nach vorn zu ziehen scheinen. Da wir ein derartiges Verhalten nur vor der Cytoplasmaabwerfung beobachtet haben, läßt sich mit Wahrscheinlichkeit annehmen, daß einer solchen Emigration kleinster Teile später eine Wanderung des Bläschens selbst oder doch eines größeren Teiles desselben folgt. Immerhin können wir aber die Möglichkeit nicht ausschließen, daß ein Teil des Sphärenbläschens in gewissen Fällen in der hinteren Partie der Zelle zurückbleiben (oder sich vielleicht nachträglich in diese Region zurückziehen?) kann; denn während der späteren Spermienreifung läßt sich nicht selten eine Zeitlang ein kleines Bläschen beobachten, das, wie das frühere Sphärenbläschen, dicht an den Centriolen am hinteren Kopfende gelegen ist[1]).

Fig. O.



Spermatide aus der Umlagerungsperiode. Bezeichnungen und Vergr. wie Fig. A. $^2/_3$.

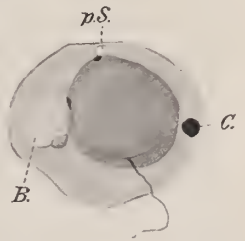
Endlich möchten wir eine Beobachtung erwähnen, die wir an noch jüngeren Spermatiden, an deren Sphärenbläschen die Lunulae noch erhalten waren, gemacht haben. Zu dieser Zeit läßt sich zuweilen ein breites, helles, unscharf begrenztes Band wahrnehmen, das sich vom Sphärenbläschen über den Kern zum primären Spitzenbläschen erstreckt (vgl. Fig. 15, wo auch der eben in Einwanderung begriffene chromatoide Körper mit dem primären Spitzenbläschen durch helle Züge verbunden zu sein schien). In verhältnismäßig vielen von den Fällen, wo wir ein solches helles Band zwischen dem primären Spitzenbläschen und dem Sphärenbläschen beobachtet haben, zeigte das letztere Bläschen zugleich eine atypische Lage in der Zelle, und wir gehen dadurch zu einem Verhältnis über, das einige nähere Erörterungen erfordert.

Es kann am Anfang der Umlagerungsperiode, wie in der »Ruheperiode« der Spermatiden, vorkommen, daß das Sphärenbläschen frei im Cytoplasma, ohne jegliche Verbindung mit den Centriolen, und von ihnen weit entfernt, liegt; wir haben es sogar in der vorderen

[1]) Möglich ist es auch, daß dieses Bläschen durch Austreten von Flüssigkeit aus dem Kopfe gebildet worden sein kann (vgl. unten).

Hälfte der Zelle beobachtet. Gewöhnlich ist die Lunula auch in solchen Fällen nach hinten gegen die Centriolen (Fig. P), nur selten nach vorn (Fig. 15) gekehrt. Die Möglichkeit kann nicht ausgeschlossen werden, daß wir in einigen solchen Fällen mit Bläschen zu tun haben, die außerhalb des Cytrocentrums im Cytoplasma entstanden (vgl. oben S. 165) und mit diesem nachträglich nicht in Verbindung getreten sind; wir glauben aber, daß eine solche abweichende Lage des Bläschens häufiger durch verfrühte Wanderung desselben nach vorn zustande kommt. Wenn die Lunula nach vorn gerichtet ist, könnte dies darauf beruhen, daß sich das Bläschen nach der Wanderung um seine Querachse gedreht hatte. Was das spätere Schicksal solcher frei im Cytoplasma gelegenen Sphärenbläschen betrifft, können wir nur sagen, daß wir nie mit Lunula versehene Bläschen in unmittelbarer Nähe des primären Spitzenbläschens beobachtet und auch in normalen Zellen niemals eine Bildung der endgültigen Spitzenanlage vor der Cytoplasmaabwerfung haben feststellen können; es ist uns deshalb unmöglich zu entscheiden, wie sich in den einzelnen Fällen die spätere Entwicklung geartet haben würde. Man muß übrigens bei der Beurteilung der verschiedenen, zu dieser Zeit recht häufig vorkommenden, mehr oder weniger atypischen Bilder im Auge behalten, daß während der späteren Entwicklung eine immer größere Zahl deutlich abnormer Bilder auftritt, und daß es natürlich erscheint, viele dieser Abnormitäten auf Entwicklungsstörungen während der Periode, mit der wir uns jetzt beschäftigen, zurückzuführen (vgl. Kap. III, 2).

Fig. P.



Spermatide der Umlagerungsperiode mit frei im Cytoplasma gelegenem Sphärenbläschen. Bezeichnungen und Vergr. wie Fig. A. $^2/_3$

Wir haben oben gesehen, wie sich nach Ablauf der Ruheperiode der Spermatide die Teile derselben, aus denen das Spermium aufgebaut werden soll, sammeln und auf bestimmte Weise zueinander ordnen. Sie bilden dadurch eine Anlage, aus der durch eine Reihe spezieller Wachstumsvorgänge und innerer Umwandlungen schließlich ein Geschöpf hervorgehen soll, das in bestimmter Richtung hoch organisiert ist, dafür aber die weniger differenzierten Zellen zukommende Fähigkeit, sich selbständig weiter zu entwickeln und durch Teilung zu vermehren, eingebüßt hat. Als Zeichen des Übertretens

der Spermatide in die Periode der speziellen Spermienreifung finden wir nun, daß sich die Spermiumanlage von dem für ihre weitere Umgestaltung jetzt nutzlos, ja hinderlich gewordenen großen undifferenzierten Cytoplasmakörper trennt.

Der Abwerfung des Cytoplasmakörpers geht in den Spermatiden von *Myxine* keine sichtbare Degeneration desselben voraus. Der ganze Prozeß scheint sich äußerst rasch zu vollziehen. Während wir in zahlreichen Follikeln Spermatiden, die noch keine Zeichen einer beginnenden Abschnürung zeigen, und solche, die die Abwerfung schon vollendet haben, durcheinander vorfinden, kommen Zellen, die eben in Cytoplasmaabwerfung begriffen sind, nur selten zum Vorschein.

Der erste Anfang der Cytoplasmaabschnürung macht sich in der Regel dadurch bemerkbar, daß an der früher gleichmäßig abgerundeten Oberfläche der Zelle seichte Einbuchtungen und Hervorwölbungen auftreten. Bald sieht man nun, wie sich das Cytoplasma gewöhnlich in der hinteren, cytoplasmareichen Partie der Zelle, seltener in ihrer vorderen Partie, als ein breiter Fortsatz hervorwölbt, der, rasch an Größe zunehmend, bald den größten Teil des Zelleibes in sich hineinzieht; dabei bemerkt man, daß der Teil des Cytoplasmas, der den hinteren Kernpol mit der Sphäre und dem Mitochondrienkörper umschließt, sich verdichtet und von der peripherischen Cytoplasmaschicht abgrenzt, die mit dem Fortsatze zusammenhängt und allmählich in denselben übertritt. Der sich von der Spermiumanlage trennende Cytoplasmakörper sitzt zuerst mit breiter Basis an dieser, wird aber schnell von derselben stärker abgesetzt, bis er nur durch einen dünnen Stiel mit derselben zusammenhängt (Fig. 17, 19—20, 27—29, 31). Dieser Stiel, der gewöhnlich im hinteren Teil der Zelle eine seitliche Lage hat, kann eine kürzere oder längere Zeit bestehen bleiben. Sehr häufig kommt es vor, daß die ganze Cytoplasmaabschnürung nicht auf einmal vor sich geht, sondern daß zuerst ein größerer Teil, später einer oder mehrere kleinere, die an verschiedenen Seiten des Kernes gelegen sein können, gewöhnlich aber dem vorderen oder hinteren Ende desselben entsprechen (vgl. unten), zur Abschnürung gelangen.

Die in Abschnürung begriffenen oder eben abgeschnürten Cytoplasmakörper zeigen an unsren verschiedenen Präparaten ein recht verschiedenes Aussehen, indem sie an einigen ziemlich regelmäßig abgerundet, an andern dagegen sehr unregelmäßig geformt und mit gröberen oder feineren, pseudopodienähnlichen Ausläufern besetzt

zum Vorschein kommen und dabei manchmal ganz auffallend an Amöben erinnern können. Während die ersteren Bilder den Anschein geben, der Cytoplasmakörper verhielte sich bei der Abschnürung relativ passiv, so deuten die letzteren entschieden darauf hin, daß bei diesem Vorgange das Cytoplasma in lebhafter amöboider Bewegung ist. Sie legen die Annahme sehr nahe, daß die Trennung des Cytoplasmakörpers und der Spermiumanlage dadurch zustande kommt, daß sich die beiden Gebilde, ein jedes durch seine selbständigen Bewegungen, die einander antagonistisch entgegenwirken, voneinander losreißen.

Inwieweit die Verschiedenheiten, die uns die Präparate von der Cytoplasmaabwerfung zeigen, nur auf verschiedene Einwirkung der Reagentien während des Absterbens des Cytoplasmas zurückzuführen sind, oder ob sie dermaßen zu erklären sind, daß sich der Abschnürungsprozeß tatsächlich auf verschiedene Weisen vollziehen kann, dürfen wir nicht entscheiden, weil es uns bis jetzt trotz vieler Bemühungen leider nicht gelungen ist, den Vorgang an lebenden Zellen zu verfolgen[1]).

Die abgeschnürten Cytoplasmakörper besitzen anfangs gewöhnlich recht kurze und breite »Pseudopodien«, die nach allen Richtungen ausstrahlen; in der Regel scheinen aber diese Ausläufer bald wieder eingezogen zu werden, und die Körper fangen an, in die Länge zu wachsen (Fig. 27*f*), wie später näher erörtert werden soll. Ab und zu finden wir zwischen den frisch abgeworfenen Cytoplasmakörpern einige, an denen fast die ganze Cytoplasmamasse in zahlreiche und dabei lange und dünne Ausläufer ausgezogen ist, die dem Körper ein medusakopfähnliches Aussehen verleihen (Fig. 27 *d*); wir glauben, daß auch solche Formen durch Umwandlung der oben erwähnten massiveren Körper hervorgegangen sind. Auch kleinere Cytoplasmakörper, die relativ spät, während des beginnenden Wachstums des jungen Spermiums, von ihm abgeschnürt werden, erscheinen sehr häufig zu dünnen Fäden ausgezogen (Fig. 30).

Der an der Spermiumanlage zurückgebliebene Teil des Cytoplasmas kann in den einzelnen Fällen von recht verschiedener Größe sein, ist aber meistens an Schnittpräparaten, vor allem an solchen, wo der Mitochondrienkörper nicht zur Darstellung gebracht worden ist, sehr wenig hervortretend, und das junge Spermium macht des-

[1]) Da die Kondensation des Kernes vor der Cytoplasmaabwerfung immer anfängt, läßt sich annehmen, daß die aus dem Kerne ins Cytoplasma ausgetretene Flüssigkeit bei diesem Vorgang auch eine Rolle spielt.

halb oft beim ersten Blick den Eindruck eines nackten Kernes, an dem man weder das kleine, in den Kern hinein gedrückte primäre Spitzenbläschen, noch das in Wanderung begriffene Sphärenbläschen, noch die Centriolen mit dem Achsenfaden entdecken kann.

B. Bdellostoma burgeri.

Obwohl uns in diesem Aufsatze eigentlich nur die zur Spermienbildung in engerer Beziehung stehenden Vorgänge an den Zellen interessieren, möchten wir doch, *Bdellostoma* betreffend, diesen Rahmen etwas überschreiten und die allgemeinen Verhältnisse des Geschlechtsorganes sowie auch die Chromatinreifung mit einigen Worten erwähnen.

Wie hoffentlich in einer späteren Arbeit näher geschildert werden soll, ist bei *Bdellostoma* die Geschlechtsdifferenz weiter ausgebildet als bei *Myxine* (vgl. Schreiner, 04), und der Geschlechtsstrang zeigt bei makroskopischer Untersuchung ein regelmäßigeres, stabileres Verhalten als bei jener. Tiere mit wohl entwickelten Hoden, die reichliche Mengen reifer und in Entwicklung begriffener Geschlechtszellen enthalten, kommen viel häufiger als unter unsern Myxinen vor. Auch sind bei *Bdellostoma* die mikroskopischen Bilder von den Hoden sozusagen gleichmäßiger und klarer als bei *Myxine*, Abnormitäten und Variationen in der Entwicklung der Zellen sind viel seltener, und es kann keinem Zweifel unterliegen, daß *Bdellostoma*, von der geringeren Größe ihrer Zellen (vgl. unten) abgesehen, ein günstigeres Objekt für das Studium der Spermiogenese darbietet als *Myxine*.

Die Chromsomenzahl der Zellen von *Bdellostoma* läßt sich an unserm Material, wo die Chromosomen der Mitosen meistens geschwollen und oft zusammengeklumpt sind, nicht mit Sicherheit feststellen; sie scheint etwas geringer als bei *Myxine* zu sein; wir haben mehrere Male 48 gefunden. Die Konjugation der Chromosomen läßt sich gut verfolgen, und die Spermatocytenkerne zeigen während derselben keine Zusammenballung der dünnen Fäden. Die Doppelschlingen sind völlig voneinander getrennt, und es läßt sich leicht feststellen, daß sie frei im Polteile des Kernes endigen. Die Lösung der Konjugation fängt, ähnlich wie bei *Salamandra* (06), früher an als die Kontraktion der Chromosomen, und es schiebt sich, wie bei dem erwähnten Objekt, zwischen beide Vorgänge ein »Streckungsstadium« ein; während desselben werden die Schlingen unter die Oberfläche des Kernes geführt. In dieser Zeit haben wir auch in einigen Fällen das Vorhandensein der »zweiten Längsteilung« der Chromosomen feststellen können.

Die bivalenten Chromosomen zeigen in der Prophase der ersten Reifungsteilung Formen, die uns von andern Objekten wohl bekannt sind; besonders häufig kommen Ringe oder Y-ähnliche Formen vor. Die Interkinese scheint von beträchtlicher Dauer zu sein, und die Chromosomen lassen sich während derselben schwerlich gegeneinander abgrenzen, treten dann aber vor der zweiten Reifungsteilung als kurze, zierliche Doppelbügel auf ><. Die Teilungsweise der Chromosomen in den Mitosen läßt sich an unsern Präparaten nicht feststellen.

Die Spermatiden von *Bdellostoma* sind, wie die übrigen Zellen dieses Tieres, kleiner als die von *Myxine*, ihr Durchschnitt beträgt

0,008 mm, der ihrer Kerne 0,0063 mm. Ihre Gestalt ist beinahe sphärisch, der Kern hat, wie in früheren Generationen der Geschlechtszellen, eine centralere Lage, als es bei *Myxine* der Fall war, ein Unterschied, der mit dem Fehlen des Mitochondrienkörpers an unsern Bdellostomapräparaten vielleicht im Zusammenhange steht.

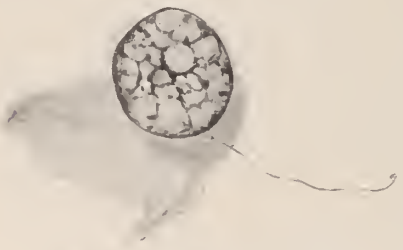
Einen noch auffallenderen Unterschied in der Zusammensetzung der Spermatiden bei unsern beiden Myxinoiden haben wir darin gefunden, daß wir bei *Bdellostoma* keinen chromatoiden Körper haben nachweisen können; auch haben wir bei diesem Tiere in den Spermatocyten kein Heraustreten chromatoider Substanz aus dem Kerne feststellen können.

Was die Centriolen und die Sphäre mit ihren Differenziationen betrifft, so erlauben unsre Präparate kein eingehendes Studium dieser Gebilde. Die Centriolen haben Stäbchenform und scheinen sich in jeder Hinsicht wie die Centriolen von *Myxine* zu verhalten. Das Sphärenbläschen kommt, wie bei *Myxine*, während der Konjugationsperiode zur Entwicklung. In den Spermatiden ist es konstant, und zwar, wie es scheint, immer in Einzahl vorhanden und hat im hinteren Teil der Zelle, den Centriolen nahe, seine Lage. Eine Lunula tritt am Bläschen nur wenig deutlich hervor. Das Bläschen liegt gewöhnlich dem Kerne dicht an und scheint manchmal die Kernmembran leicht einzudrücken. Zur Zeit, wo sich die Centriolen am Kerne befestigen, hat sich das Bläschen in der Regel von ihnen entfernt und ist oft in der vorderen Hälfte der Zelle zu entdecken. Wir haben den Eindruck bekommen, daß es bei *Bdellostoma* seine definitive Lage am Vorderende der Spermatide regelmäßig schon vor der Cytoplasmaabwerfung einnimmt.

Was endlich das primäre Spitzenbläschen betrifft, so haben wir es in den Spermatiden von *Bdellostoma* nicht mit völliger Sicherheit als wohlbegrenzten Körper nachweisen können, glauben aber nichtsdestoweniger annehmen zu dürfen, daß es auch hier auf prinzipiell dieselbe Weise wie bei *Myxine* vorkommt. In einzelnen Fällen haben wir nämlich an jungen Spermatiden ein recht wohl begrenztes, vom Eosin rötlich gefärbtes Körperchen außerhalb des Kernes, den Centriolen ungefähr gegenüber, beobachtet, das wir für das primäre Spitzenbläschen halten möchten; in späteren Stadien vermögen wir es nicht mehr im Cytoplasma aufzufinden, meinen dagegen manchmal in der entprechenden Region eine kleine, durch besonderes Lichtbrechungsvermögen hervortretende Partie der Kernoberfläche nachweisen zu können.

Gegen das Ende der »Ruheperiode« der Spermatiden kommt bei *Bdellostoma* in der zentralen Partie des Kernes ein nucleolusartiger Körper allmählich zur Entwicklung; anfangs ist dieser undeutlich abgegrenzt, von unregelmäßiger Gestalt und zeigt geringe Affinität zu Farbstoffen, bekommt aber bald schärfere Grenzen und sphärische Form und nimmt während der beginnenden Kondensation des Kernes an Größe und Deutlichkeit zu. In seinem Verhalten Farbstoffen gegenüber unterscheidet er sich vom Chromatin und kommt dem Cytoplasma näher, wird aber intensiver als dieses gefärbt; mit Eisenhämatoxylin färbt er sich zuerst grau, später schwarz; eine besonders starke Affinität zum Eosin ist ihm nicht eigen. Der Körper scheint von Anfang an zum Kernnetze in Beziehung zu stehen, und die Chromatinbalken zeigen während der beginnenden Kondensation des Kernes zu demselben eine strahlige Anordnung, ähnlich wie sie in den Spermatiden von *Myxine* gegen den »Chromatinknoten« zusammenlaufen.

Fig. Q.



Spermatide von *Bdellostoma*. Abwerfung des Cytoplasmakörpers. Vergr. wie Fig. A. $^2/_3$.

Zur Zeit, wenn der Cytoplasmakörper von der Spermiumanlage abgeworfen wird, hat die Kondensation des Kernes schon angefangen, der Kern ist kleiner und dunkler geworden. Die Centriolen haben sich in der Regel recht weit nach vorn an dem Kerne befestigt, und dieser zeigt hinter der Befestigungsstelle eine Abflachung oder seichte Vertiefung. Das Sphärenbläschen ist aus dem Cytoplasma verschwunden, und die Spitzenanlage scheint fertig gebildet zu sein, tritt aber jetzt noch wenig deutlich hervor.

Die Cytoplasmaabwerfung scheint, wie bei *Myxine*, sehr schnell zu verlaufen, und zwar auf ungefähr dieselbe Weise wie dort (Fig. Q); doch tritt die »Pseudopodienbildung« bei *Bdellostoma* weniger hervor, und die eben abgeworfenen Körper zeigen in der Regel eine sphärische Form.

II. Spermienreifung.

A. Myxine glutinosa.

1. Anfangsstadien. Spermientypen.

Nach beendigter Abschnürung des Cytoplasmakörpers tritt das junge Spermium als fertige Anlage hervor, deren einzelne Teile auf

die für das reife Spermium charakteristische Weise zueinander geordnet sind. Es stellt zunächst ein recht plumpes Geschöpf dar, das zwar zu Eigenbewegung fähig, für die Erfüllung seiner künftigen Aufgabe aber noch sehr ungeeignet ist und deshalb eine durchgreifende Umwandlung erleiden muß, ehe es als elegant gebautes, leicht bewegliches und dabei festes und widerstandsfähiges reifes Spermium sein selbständiges Leben antreten kann. Die Veränderungen, die zusammen die Spermienreifung ausmachen, sind teils Veränderungen der äußeren Gestalt des Spermiums, teils Veränderungen seiner inneren Beschaffenheit. Es ist besonders die erstere Art, mit der wir uns hier beschäftigen wollen, während unsre Untersuchungsmethoden von den inneren Vorgängen der Spermienreifung nur sehr unvollständige Aufschlüsse gewähren.

Die Gestaltveränderungen, die die Spermien von *Myxine* bei ihrer Reife erleiden, arten sich recht einfach; sie laufen sozusagen den direkten Weg vom Ausgangspunkte bis zum Endziel, ohne daß sich der ganze Vorgang in charakteristische, voneinander abgesetzte Perioden einteilen läßt.

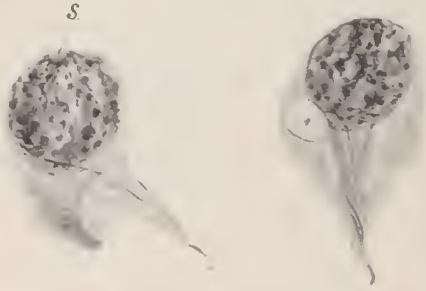
Das Längenwachstum des Spermiums fängt meistens schon während der Wanderung des Sphärenbläschens nach vorn, und zwar auf die Weise an, daß die dichte Cytoplasmaschicht, die sich während der Abstoßung des großen Cytoplasmakörpers um den Kern, besonders um dessen hinteren Pol, gesammelt hat, in der Verlängerung der Kernachse nach hinten spitzig ausläuft, um rasch zu einem langen und kräftigen Schwanzausläufer auszuwachsen (Fig. 18, 21—22). Das Längenwachstum des Kernes fängt etwas später als die Schwanzbildung an, und zwar erst, nachdem sich das sekundäre Spitzenbläschen an das Vorderende des Kernes angelegt hat[1]); man bemerkt dann, daß sich der Kopf in der Umgebung des Spitzenbläschens leicht zuspitzt, wobei die dünne Cytoplasmaschicht, die den Vorderteil des Kopfes bedeckt, vom Spitzenbläschen durchbohrt wird (Fig. 26, 43—44). Der ganze Kern wächst nun ziemlich rasch in die Länge, ohne dabei anfangs andre hervortretende Veränderungen zu erleiden.

[1]) Es läßt sich zwar nicht ganz selten beobachten, daß der Kern ein wenig in die Länge gezogen werden kann, ehe noch das Sphärenbläschen seine endgültige Lage erreicht hat (Fig. 22—23); in solchen Fällen zeigt sich indessen das Vorderende des Kernes nicht zugespitzt, sondern quer abgestutzt, während die Entwicklung des Schwanzes verhältnismäßig weit vorgeschritten ist, und wir meinen deswegen, daß ein solches, scheinbar vor der Fertigbildung der Spitzenanlage eintretendes Längenwachstum des Kopfes nur als eine, durch die Schwanzbildung bewirkte, passive Dehnung anzusehen ist.

Während dieses beginnenden Längenwachstums des Spermiums scheint der Achsenfaden, auffallend genug, eine verhältnismäßig passive Rolle zu spielen und sich auf recht verschiedene Weise verhalten zu können, ohne daß die Entwicklung der Spermien dadurch in wesentlichem Grade beeinträchtigt wird.

Wenn die Centriolen auf die dorsale Seite des Spermatidenkernes gerückt sind, verläuft, wie oben beschrieben, der Achsenfaden von dieser Stelle in ventraler und gewöhnlich zugleich etwas seitlicher Richtung zur Zelle hinaus. Auch nach der Abwerfung des Cytoplasmakörpers zeigt der proximale Teil des Fadens dieselbe Verlaufsrichtung, der distale Teil kann sich dabei aber auf zwei verschiedene Weisen verhalten. Am häufigsten verläuft er in der Verlängerung des proximalen Stückes frei hinaus; indem nun der cytoplasmatische Schwanzausläufer nach hinten auswächst, nimmt er in einigen Fällen gleich den Faden in sich auf (Fig. S, 23), viel häufiger aber schiebt er sich zuerst an der ventralen Seite des Fadens vorbei, und dieser verläuft dann, nur von einzelnen, recht wenig hervortretenden Cytoplasma- oder Sphärenzügen begleitet, über den Rücken des Schwanzausläufers hinaus (Fig. 17—22, 26—27, 29); erst nachträglich, wenn der Schwanzausläufer an Länge zugenommen hat, wird eine innige Verbindung zwischen ihm und dem Achsenfaden etabliert, und dieser nimmt seine typische Lage im dorsalen Teil des Cytoplasmazapfens ein (Fig. R—S).

Fig. R—S.



Junge Spermien. Schwanzbildung. *S*. Spitzenanlage. Vergr. wie Fig. A. $^2/_3$.

In einer Reihe andrer Fälle verläuft in den jungen Spermien der peripherische Teil des Achsenfadens nicht in der Verlängerung des proximalen Teils frei hinaus, sondern ist um die ventrale Seite des Kernes herum nach vorn gebogen und in großer Ausdehnung in der den Kern umhüllenden dünnen Cytoplasmaschicht eingeschlossen; es läßt sich dabei nicht selten feststellen, daß der Faden unmittelbar über das Spitzenbläschen vorbeiläuft (Fig. 21, 24—25). Auch in solchen Fällen bildet sich gewöhnlich zuerst ein kleiner Schwanzausläufer in der hinteren Verlängerung der Kernachse, das weitere

Wachstum des Cytoplasmas findet aber nicht in dieser Richtung, sondern an dem Achsenfaden entlang statt; indem sich nun der Schwanzausläufer in dieser neuen Richtung allmählich weiterentwickelt, wächst er über das Spitzenstück des Spermiums in der proximalen Verlängerung der Kernachse hinaus, und wir bekommen Spermien, die sich von den gewöhnlichen geraden Formen darin unterscheiden, daß sie sich, ähnlich wie die Spermien von *Bombinator*, mit dem Ende des Kopfes, wo die Centriolen gelegen sind und der Achsenfaden befestigt ist, nach vorn bewegen, wovon wir uns bei Untersuchung von lebendem Material überzeugt haben (Fig. 24, 44—45, 53—55 u. a.). Als Rest des ersten cytoplasmatischen Schwanzausläufers zeigen solche umgebogene Spermien manchmal lange Zeit während ihrer Entwicklung in der distalen Verlängerung ihres Kopfes ein zugespitztes Cytoplasmazäpfchen (Fig. 44—45).

Umgebogene Formen kommen zwischen unreifen Spermien von *Myxine* im ganzen häufig vor, und zwar bei einigen Tieren viel häufiger als bei andern; sie müssen, obwohl sie, wie unten näher erörtert werden soll, den typischen, geraden Spermien gegenüber häufig gewisse Abweichungen auch in der Gestalt des Kopfes zeigen, unzweifelhaft als völlig normale Gebilde angesehen werden; dagegen scheinen sie unter den reifen Spermien nicht mehr als normale Gebilde vorzukommen, indem die Verbindung zwischen Kopf und Schwanz typischerweise kurz vor beendigter Reifung wieder gelöst wird.

Wenn, wie wir meinen, das Hervorgehen der beiden Typen der unreifen Spermien auf ein verschiedenes Verhalten des Achsenfadens beim Beginn der Spermienreifung zurückzuführen ist, so fragt es sich, worauf wieder dieses verschiedene Verhalten des Achsenfadens beruht. Hängt es mit gewissen Eigentümlichkeiten im Baue der Spermatiden zusammen, oder kann es nur Zufälligkeiten zugeschrieben werden, daß der Faden bald im Cytoplasma eingeschlossen wird, bald frei hinauswächst, um sich mit dem distalwärts gerichteten Schwanzausläufer zu vereinigen? Sehr wahrscheinlich ist wenigstens manchmal die Form des Spermiums tatsächlich sozusagen in der Spermatide vorausbestimmt, während es in andern Fällen vielleicht Zufälligkeiten sind, die entscheiden, ob die eine oder die andre Spermienform aus der Spermatide hervorgehen wird.

Zu dieser Zeit finden, wie wir annehmen müssen, innerhalb des Cytoplasmas starke Strömungen statt, die von der Gegend der Sphäre nach verschiedenen Richtungen ausgehen. Diese Strömungen sind dreierlei Arten: Im ganzen peripherischen Teil des Zelleibes der

Spermatide setzen zuerst diffuse, centrifugale Strömungen ein, die sich in der Regel bald nach der einen Seite am stärksten geltend machen und hier zur Abschnürung des großen Cytoplasmakörpers führen. Die beiden andern Arten von Strömungen gehören der Spermienanlage selbst an und sind nach der Achse derselben gerichtet, und zwar die eine, die die Wanderung des Sphärenbläschens begleitet, an der einen Seite des Kernes entlang nach dem Vorderende desselben (Spitzenströmung), die andre, zuletzt einsetzende nach hinten (Schwanzströmung). Wenn, wie häufig der Fall ist, die Abwerfung des Cytoplasmas zur Zeit, wo die beiden achsialen Strömungen einsetzen, noch nicht beendigt ist, so sehen wir, wie oben erwähnt, häufig, daß die letzten Teile des überflüssigen Cytoplasmas teils mit dem Sphärenbläschen nach vorn, teils mit dem Schwanzausläufer nach hinten geführt werden, um an diesen Stellen zur Abschnürung zu gelangen (vgl. Fig. 17, 21—22, 27b, 30).

Wenn nun, wie wir annehmen, der Achsenfaden während der betreffenden Zeit auf die Cytoplasmaströmungen keinen richtenden Einfluß übt, sondern sich passiv verhält, so müssen wir umgekehrt annehmen, daß er selbst in seinem Verlauf von diesen beeinflußt werden kann, und zwar werden die zur Abwerfung des Cytoplasmakörpers führenden Strömungen dazu beitragen können, daß der Faden, wie früher, frei aus der Zelle hinausragen wird, während ihn die Spitzenströmung unter Umständen nach vorn, die Schwanzströmung aber nach hinten ziehen kann.

Was nun die Umstände betrifft, die den Achsenfaden unter den Einfluß der Spitzenströmung bringen und somit die Bildung eines umgebogenen Spermiums veranlassen können, so läßt sich vermuten, daß schon der Winkel, den der Faden in der Spermatide mit der distalen Verlängerung der Kernachse bildete, hier eine Rolle spielt, indem er desto leichter nach vorn geführt werden muß, je größer dieser Winkel ist. Wenn sich in den jungen Spermien aber der Achsenfaden mit dem Spitzenstück verbunden zeigt, glauben wir, diese Verbindung darauf zurückführen zu müssen, daß das Sphärenbläschen beim Antreten seiner Wanderung nicht, wie gewöhnlich, an der dorsalen Seite des Kernes, sondern an dessen ventraler Seite, zwischen diesem und dem hier austretenden Achsenfaden, gelegen war; man muß sich wohl bei solcher Lage des Bläschens vorstellen können — und wir haben Bilder beobachtet, die entschieden dafür sprechen —, daß der noch recht kurze Faden mit dem Bläschen nach dem Vorderende des Spermiums geführt und hier festgehalten werden

kann, indem das Bläschen an dem Faden entlang gleitet. Für eine solche Auffassung scheinen auch die recht seltenen Fälle zu sprechen, wo der Faden mit seinem proximalen Teil nach dem Vorderende des

Fig. T.

Spermien verschiedenen Alters nach frischem, in physiologischer Kochsalzlösung untersuchtem Material gezeichnet. An den meisten hier abgebildeten Spermien hat eine größere oder geringere (artifizielle) Ansammlung von Flüssigkeit ventralwärts von dem hinteren Kopfteile und der proximalen Partie des Schwanzes stattgefunden.

4 *a*—*b*, ein Sperminm bei zwei verschiedenen Einstellnngen; 9 *a*—*c*, ein in lebhafter Bewegung begriffenes Spermium bei drei verschiedenen Ansichten; 10, ein Spermium von der Seite (*a*) und gegen das Vorderende (*b*) gesehen; 14, ein Spermium von der Seite (*a*) nnd bei ventraler Ansicht (*b*).

14—15 sind mit Linse 1.5 mm n. Occul. 12, die übrigen mit derselben Linse n. Ocul. 8 bei Objekttischhöhe gezeichnet. $^2/_3$.

Spermiums verläuft, hier aber umbiegt, um vom Hinterende des Kopfes frei hinauszulaufen (Fig. 52); man muß hier annehmen, daß der Faden, als sein proximaler Teil mit dem Bläschen nach vorn ge-

führt wurde, vielleicht wegen ungewöhnlicher Länge, mit seinem distalen Ende im hinteren Teil des Spermiums zurückgehalten und in die Schwanzströmung eingezogen wurde.

Ab und an findet man in etwas vorgeschrittenen Stadien der Reifung Spermien, die sich als Zwischenformen zwischen dem geraden und dem umgebogenen Typus ergeben, indem der Schwanz zuerst nach vorn verläuft, dann aber an der Seite des Kopfes umbiegt und frei hinausläuft (Fig. 51). Ob in solchen Fällen die Verbindung zwischen Kopf und Schwanz an früheren Stadien inniger gewesen und nur ungewöhnlich früh gelöst wurde, oder ob wir hier ein ursprüngliches Verhalten vor uns haben, läßt sich schwerlich entscheiden.

Die Erfahrungen, die uns die Untersuchung von frischem Material von den oben besprochenen Verhältnissen, besonders von dem Hervorgehen der beiden Spermientypen, gebracht haben, stimmen mit unsren Befunden an fixiertem Material wohl überein. Auch unter den lebenden Geschlechtszellen sind uns junge, noch mit runden Köpfen versehene Spermien begegnet, an denen der Achsenfaden frei war und mit dem nach hinten gerichteten Schwanzausläufer einen Winkel bildete. Noch häufiger haben wir aber an dieser ersten Phase der Reifung Spermien vorgefunden, deren Achsenfaden nach vorn geschlagen war und innerhalb der Cytoplasmahülle des Kopfes festgehalten wurde, die an lebenden Zellen in der Regel — wahrscheinlich wegen beginnender artifizieller Ansammlung von Flüssigkeit innerhalb derselben (vgl. u.) — stärker als an fixierten hervortritt, (Fig. T_{1-2}); dabei zeigt sich der Faden häufig mit der Spitzenanlage verbunden, während in andern Fällen keine solche Verbindung vorhanden ist. Unter Spermien verschiedener Entwicklungsstufen kommen auch nicht ganz selten solche vor, an denen Schwanz und Kopf gegeneinander gebogen sind, ohne besonders innige Verbindung miteinander aufzuweisen (Fig. T_3).

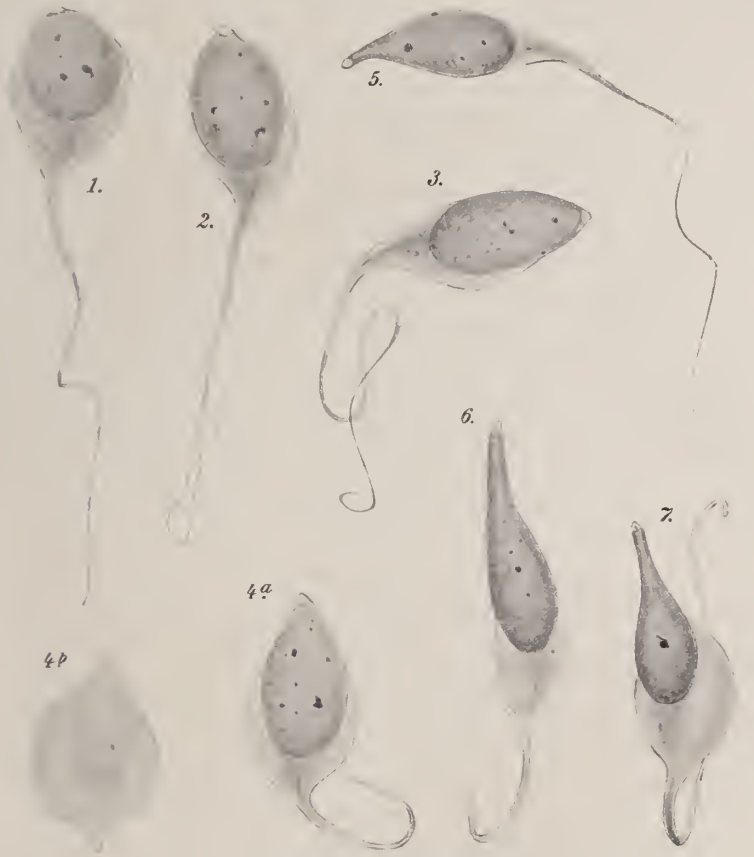
2. Entwicklung des Kopfes.

Der Kopf des jungen Spermiums baut sich aus zwei Teilen auf, dem Kerne der Spermatide und der recht unansehnlichen Spitzenanlage, die durch Vereinigung des primären und des sekundären Spitzenbläschens hervorgegangen ist.

Bei den Gestaltveränderungen, die der Kern während der Spermienreifung erleidet, machen sich besonders zwei Erscheinungen geltend, nämlich Längenwachstum und Kondensation (Verkleine-

rung durch Abgabe von Flüssigkeit). Von diesen beiden fängt die Kondensation zuerst an, und zwar, wie oben geschildert, gleich nach dem Eintreten des chromatoiden Körpers in den Kern und setzt sich während der ganzen Umlagerungsperiode fort, so daß sich der Durch-

Fig. U.



Junge Spermien aus einem Zupfpräparat.
(Fixierung: 10% Formalinlösung, Färbung: Hämatoxylin-Eosin).
1*a—b*, ein Spermium von der Ventralseite gesehen bei zwei verschiedenen Einstellungen; *a*, bei mittlerer Einstellung an den Kopf, *b*, bei Einstellung an seine ventrale Fläche.
Vergr. wie Fig. A. $^2/_3$

messer des Kernes am Ende dieser Periode auf ungefähr 0,0065 mm verkleinert hat. Wenn sich das sekundäre Spitzenbläschen zu dieser Zeit am Vorderende des Kernes befestigt hat, setzt das Längenwachstum des Kernes gleich ein, indem es, wie es scheint, an dieser Stelle anfängt und rasch auf den ganzen Kern übergreift, so daß dieser

ungefähr gleichmäßig in die Länge gezogen wird und sich nur gegen die Spitzenanlage leicht verjüngt (Fig. U 1–4, 27, 29, 32—33, 43—48, 101—102). Seltener kann es vorkommen, daß schon von Anfang an der Vorderteil des Kopfes viel stärker als der Hinterteil in die Länge wächst, so daß der ganze Kopf Retortenform annimmt (Fig. 103, vgl. unten *Bdellostoma*). Bei diesem ersten Längenwachstum des Kernes wird seine Längenachse gewöhnlich bis auf etwa 0,012 mm vergrößert, während der Querdurchschnitt entsprechend abnimmt, indem sich zu dieser Zeit die Kondensation nur wenig geltend macht.

Es folgt nun eine Zeit, während der sich die Kondensation des Kopfes wieder stärker entwickelt und das Längenwachstum überwiegt; dabei nimmt der Querdurchmesser des Kopfes allmählich ab, während seine Längenachse in der Regel zuerst noch etwas zunimmt (Fig. U 5–7, 34, 48—50), um schließlich wieder etwas abzunehmen.

Während der letzten Zeit der Reifung entwickelt sich in der Regel ein immer mehr hervortretender Unterschied zwischen dem vorderen und dem hinteren Teil des Spermienkopfes, indem der Vorderteil allmählich schlanker wird (Fig. 50—68), ohne jedoch vom breiteren Hinterteil scharf abgesetzt zu werden. An seinem vordersten Ende, das das Spitzenstück trägt, verbreitert sich der Kopf wieder etwas, und zwar ist dies desto auffallender, je dünner der nächstfolgende Teil ist (Fig. 55, 61—68).

Bei den erwähnten Veränderungen, durch die der Kopf seine endgültige Gestalt gewinnt, machen sich in den einzelnen Fällen viele Variationen geltend, indem der Kopf auf einem bestimmten Entwicklungsstadium bald etwas länger und dünner, bald etwas breiter und kürzer ist, während gleichzeitig der Unterschied an Dicke zwischen Hinter- und Vorderteil bald wenig hervortretend, bald sehr auffallend sein kann. Was besonders das letztere Verhalten betrifft, so läßt sich in der Regel ein Unterschied zwischen den geraden und den umgebogenen Spermien feststellen, indem bei den letzteren der Kopf während der Reifung gewöhnlich länger ist als bei den ersteren; dabei zeigt sich besonders der Vorderteil des Kopfes mehr oder weniger stark in die Länge gezogen und entsprechend verjüngt, während der Hinterteil in allen Fällen ungefähr von der gleichen Dicke ist (Fig. 55, 67—68); man gewinnt den Eindruck, daß der Vorderteil des Kopfes dehnbar ist und deshalb in solchen Fällen, wo eine besonders innige Verbindung zwischen Spitzenanlage und Schwanz besteht, bei dem Längenwachstum des letzteren wie ein elastisches Band passiv gedehnt wird. Die reifen Spermien haben

wieder alle ungefähr dieselbe Gestalt, und wir müssen deshalb annehmen, daß der Vorderteil des Kopfes, wenn die Verbindung zwischen Spitzenstück und Schwanz gelöst wird, sich wieder zusammenziehen kann; daß aber auch Spermien, die bei fast beendigter Reifung derartig deformiert sind, wie die in Fig. 67—68 abgebildeten, noch imstande sind, sich auszustrecken und sich zu typischen, befruchtungsfähigen Spermien umzubilden, halten wir für sehr unwahrscheinlich.

Die Köpfe der reifenden Spermien zeigen an allen Stadien einen, meistens wenig hervortretenden, asymmetrischen Bau, der auf die Vertiefung, die sich bei der Befestigung der Centriolen am Kerne bildete, zurückzuführen ist, indem diese Vertiefung von einer Stelle am Rücken des Spermiums, etwas vor dessen Hinterende, schief nach der einen Seite und nach vorn verläuft. In einigen Fällen erscheint der Vorderteil des Kopfes nicht cylindrisch, sondern etwas seitlich abgeplattet und kann, besonders wenn er in die Länge gezogen ist, eine leichte Drehung um seine Längenachse aufweisen.

Bei der Kondensation verändert sich das Aussehen des Kerngerüsts allmählich, es scheint teils aufgelöst, teils in mehrere größere und kleinere Klumpen gesammelt zu werden (Fig. U), deren Konturen mit der fortschreitenden Kondensation an Schärfe verlieren, bis sich der ganze Kerninhalt zu der elastischen, halb durchscheinenden und lichtbrechenden, scheinbar homogenen Substanz des reifen Spermienkopfes umgewandelt hat.

Hand in Hand mit der fortschreitenden Kondensation verändert sich allmählich das Verhalten des Kopfes zu Farbstoffen; diese Veränderung tritt an allen doppeltgefärbten Präparaten sehr deutlich hervor, und zwar auf die Weise, daß der Kopf zu Hämatoxylin, Karmin und basischen Anilinfarbstoffen eine immer zunehmende Affinität erhält.

Die Köpfe der reifen Spermien färben sich mit den erwähnten Farbstoffen intensiv und leuchtend. Nach Fixierung in Hermanns Flüssigkeit und Färbung mit Eisenhämatoxylin geben aber die Köpfe den Farbstoff wieder leicht her, während dieser sowohl an dem Spitzenstück als an den Centriolen und dem Schwanze haften bleibt, dabei zeigen die Köpfe meistens einen leicht gelblichen Ton (Fig. 84—89). Nicht selten lassen sich an der Oberfläche der Köpfe stark lichtbrechende kleine Körperchen beobachten [1]).

[1]) Ähnliche Körperchen lassen sich, wie wir in einer früheren Arbeit (05a, S. 215) beschrieben haben, auch an den Chromosomen der Mitosen, mit denen die Köpfe der reifen Spermien in ihrem chemischen und physikalischen Verhalten im ganzen sehr übereinstimmen, und ebenfalls an den Nucleolen häufig nachweisen.

Die Entwicklung des Spitzenstücks ist bei *Myxine* recht schwer zu verfolgen, und zwar sowohl wegen der geringen Gestalt dieses Gebildes als deswegen, weil es an den jungen Spermien bei der Präparation sehr leicht beeinträchtigt wird und deshalb in den verschiedenen Präparaten ein ziemlich verschiedenes Aussehen darbietet.

Wie früher geschildert, setzt sich die Anlage des Spitzenstücks aus zwei verschiedenen Teilen zusammen, dem gleich nach Ablauf der zweiten Reifungsteilung aus der Sphäre der jungen Spermatide herausdifferenzierten primären Spitzenbläschen und dem ebenfalls von der Sphäre herrührenden Sphärenbläschen (sekundären Spitzenbläschen), dessen Entstehung bis auf die Konjugationsperiode zurückgeführt werden konnte, das aber in den Spermatiden etwas später als das primäre Spitzenbläschen zum Vorschein kommt. Ob vielleicht auch andre Teile, im besonderen der vordere Teil der Kernmembran, sich am Aufbaue des Spitzenstücks beteiligen, haben wir nicht entscheiden können.

Wie früher erwähnt, läßt sich am Anfang der Spermienreifung das sehr kleine primäre Spitzenbläschen meistens gar nicht erkennen, da es im Kerne eingedrückt liegt; über die betreffende Stelle wölbt sich das halbkugelförmige oder leicht zugespitzte, helle sekundäre Spitzenbläschen, das keine Affinität zu Farbstoffen zeigt und scheinbar von wechselnder Größe sein kann (Fig. 26, 29—30, U). Das Bläschen scheint manchmal etwas seitlich abgeplattet zu sein und reicht nicht selten an der einen Seite etwas weiter am Kerne hinab als an der andern (Fig. U_4, V).

An lebenden jungen Spermien läßt sich das sekundäre Spitzenbläschen als solches kaum wahrnehmen; die Spitzenanlage tritt aber immer durch ihr Lichtbrechungsvermögen deutlich hervor und scheint sich während ihrer weiteren Entwicklung recht einfach zu verhalten. An den ganz jungen Spermien bildet sie ein flaches Kegelchen, das dem Kerne mützenförmig ansitzt (Fig. T_{1-3}), und das bei der fortschreitenden Spermienreifung allmählich höher und spitziger wird und sich dadurch in das Spitzenstück des reifen Spermiums umwandelt (Fig. T_{4-15}).

Ein Aussehen, das mit dem eben geschilderten wohl übereinstimmt, zeigt das Spitzenstück auch in gewissen unsrer in Flemmings Flüssigkeit fixierten und mit Eisenhämatoxylin gefärbten Schnittpräparaten[1], wo das Mützchen schwarz gefärbt erscheint. Sonst

[1] Auch das Sphärenbläschen der Spermatocyten und Spermatiden tritt an den Flemming-Präparaten weniger hervor und erscheint kleiner als an unsern übrigen Präparaten.

haben wir aber an allen unsren Präparaten die Spitzenanlage der jungen Spermien, so wie oben dargestellt, als helles Bläschen vorgefunden. Während aber an den Schnitt- und Zupfpräparaten fixierter Hoden am Vorderende des jungen Spermiums meistens keine andre deutliche Differenziation als das Bläschen zu beobachten ist und die Spitzenanlage, wenn dies bei der Präparation zerstört worden ist, vollkommen zu fehlen scheint, so läßt sich an Ausstrichpräparaten, besonders an solchen, die mit Osmiumsäure und Fuchsin (nach der Vorschrift von Retzius) behandelt sind, in günstigen Fällen an der Basis des Bläschens eine färbbare Grenzschicht wahrnehmen (vgl. Fig. 43), die eine gewisse Ähnlichkeit mit der Spitzenanlage der lebenden Spermien hat.

Wenn nun der Kopf in die Länge wächst und sich seine Kondensation stärker zu entwickeln anfängt, läßt sich sowohl an Ausstrichpräparaten als in günstigen Fällen auch an Zupf- und Schnittpräparaten innerhalb des Bläschens ein dichteres, abgerundetes oder zugespitzes Zäpfchen nachweisen, das sich scheinbar von der basalen Fläche gegen die Kuppe des Bläschens erhebt (Fig. U_{6-7}, V, 35—36); ob es dabei in der Mitte des Bläschens oder an einer seiner Wände entlang emporwächst, können wir nicht entscheiden. Wir halten es für wahrscheinlich, daß dies Zäpfchen, das in seinem Verhalten zu Farbstoffen dem primären Spitzenbläschen nahe kommt, einigermaßen auf dieses zurückzuführen ist. Gleichzeitig mit der Entwicklung dieses Zäpfchens tritt auch an der Kuppe des Bläschens eine Verdichtung auf (Fig. 48), die eine ähnliche Affinität zu Farbstoffen wie das Zäpfchen zeigt und sich mit diesem bald vereinigt. Das Spitzenbläschen scheint sich jetzt rasch um das Zäpfchen zu kondensieren, und dieses nimmt dabei die Gestalt eines an der Spitze meistens leicht abgerundeten Kegelchens an, das mit verbreiteter, mützenförmiger Basalscheibe dem Vorderteil des eigentlichen Kopfes anhaftet (vgl. Taf. III—IV). Das Spitzenstück bildet manchmal nicht die genaue Verlängerung der Kopfachse, sondern ist etwas dorsalwärts verschoben (Fig. T_{12}).

Das Spitzenstück der reifen und fast reifen Spermien zeigt eine starke Affinität zu den gewöhnlichen Cytoplasmafarbstoffen, vor allem zum Eosin, mit dem es leuchtend rot gefärbt wird. An den oben (S. 191) erwähnten Hermann-Eisenhämatoxylinpräparaten, wo die Köpfe stark entfärbt sind und einen gelblichen Ton haben, zeigen sich die Spitzenstücke schwarz gefärbt (Fig. 84—89); sie erscheinen hier größer als gewöhnlich und tragen zugleich ein eigentümliches

Aussehen, was darauf beruht, daß die Farbe der Außenfläche des kleinen lichtbrechenden Gebildes anhaftet, das deshalb im optischen Längsschnitt doppelt erscheint (Fig. 85, 88—89). Die Form des Spitzenstücks tritt an solchen Spermien schön hervor: von der verbreiterten Basalscheibe, die dem Kerne mützenförmig anhaftet, verjüngt sich das Spitzenstück allmählich, um sich an seinem vordersten Ende in der Regel wieder etwas zu verbreitern.

Wie soll man sich nun die Unterschiede, die meistens im Aussehen des Spitzenstücks der jungen Spermien an lebendem und an fixiertem Material vorhanden sind, befriedigend erklären? Unzweifelhaft sind die Verschiedenheiten auf die Einwirkung der angewandten Fixierungs- und Untersuchungsflüssigkeiten zurückzuführen, indem diese meistens eine Alteration der noch nicht kondensierten Teile der Spitzenanlage hervorrufen. Es wird dann leicht verständlich sein, warum die Übereinstimmung zwischen den Bildern der frischen und fixierten Präparate mit der fortschreitenden Kondensation und dem Festerwerden des Spitzenstücks immer größer wird, bis schließlich an den reifen Spermien das Spitzenstück nach allen Fixierungsmitteln fast die gleiche Gestalt wie an lebenden Spermien zeigt.

Die Entwicklung des Schwanzes.

Die Grundlage des Spermienschwanzes bildet der Achsenfaden, der schon in der ganz jungen Spermatide (vgl. oben) vom distalen Ende des distalen (Mutter-) Centriols aus der Zelle herausgewachsen ist. Um diesen Faden, zu dem sich später ein zweiter, »accessorischer« Achsenfaden gesellt, werden gewisse Hüllen gebildet, zu denen das Material in dem früher erwähnten, während der Wanderung des Sphärenbläschens in der hinteren Verlängerung der Kernachse herausgewachsenen Schwanzausläufer (vgl. S. 183) gegeben wird. Dieser Ausläufer, der eine konische Form hat und sich bald mit dem Achsenfaden vereinigt, so daß dieser im dorsalen Teil desselben seine Lage bekommt, wird von der Sphäre, dem Mitochondrienkörper und einer verschieden mächtigen Schicht undifferenzierten Cytoplasmas, die auch den Kern umschließt, aufgebaut. Sehr wahrscheinlich werden von allen diesen drei Bestandteilen des Schwanzausläufers spezifische Hüllen um den Achsenfaden gebildet, da wir aber während der Spermienreifung die Sphäre vom Mitochondrienkörper nicht unterscheiden und auch über die feineren Vorgänge bei der Bildung des Schwanzes nur unvollständige Aufschlüsse geben können, so werden

wir in unsrer Beschreibung nur von zwei Schwanzhüllen sprechen, einer inneren, die wahrscheinlich von der Sphäre und dem Mitochondrienkörper aufgebaut wird und dem Achsenfaden direkt anliegt, und einer äußeren, wahrscheinlich aus undifferenziertem Cytoplasma bestehenden, die die innere Hülle locker umschließt und etwas weiter distalwärts als diese letztere auf den Achsenfaden zu reichen scheint, während sie sich proximalwärts in einer den Kopf bis zum hinteren Rande des Spitzenstücks eng umschließenden Cytoplasmahülle fortsetzt.

Da die äußere Schwanzhülle, soweit wir haben feststellen können, über die distale Grenze der inneren Hülle immer hinausreicht, den Achsenfaden aber nicht in seiner ganzen Länge umschließt, so können wir am Schwanze der Spermien bei *Myxine*, ähnlich wie bei den meisten übrigen Wirbeltieren, drei Teile unterscheiden, und zwar vom peripherischen Ende gerechnet: 1. das Endstück, das scheinbar nur aus dem nackten Achsenfaden besteht, 2. einen ebenfalls recht kurzen, scheinbar mit einer äußeren Cytoplasmahülle versehenen Teil, der wohl als Hauptstück bezeichnet werden muß, und 3. einen an den reifen Spermien ungefähr die proximalen zwei Drittel einnehmenden Teil, der sowohl eine innere wie eine äußere Hülle besitzt und wohl Mittel- oder Verbindungsstück genannt werden muß, obwohl er sich von dem gleichnamigen Teil andrer wohl untersuchten Spermien insofern unterscheidet, als sich an seinem Aufbau keine Centriolderivate beteiligen.

Wir wollen jetzt versuchen, die Entwicklung des Schwanzes genauer zu verfolgen.

Nachdem sich der Schwanzausläufer mit dem Achsenfaden vereinigt hat, wächst seine äußere, aus undifferenziertem Cytoplasma bestehende Schicht rasch in peripherischer Richtung auf den Achsenfaden über, indem sie sich nach hinten allmählich verjüngt und scheinbar nur den äußersten Teil des Fadens frei läßt. Diese Cytoplasmahülle, die somit das ganze junge Spermium mit Ausnahme des Spitzenbläschens und des Endteils des Achsenfadens umschließt, kann anfangs eine gewisse Mächtigkeit besitzen, wird dann aber bald zum Teil abgeworfen[1]), so daß der Kopf und der Achsenfaden mit seiner

[1]) Diese nachträgliche Cytoplasmaabwerfung, wobei das Cytoplasma in der Regel in dünne, pseudopodienähnliche Fäden ausgezogen wird (vgl. oben), vollzieht sich meistens im proximalen Teil des jungen Schwanzes (Fig. 29—30), seltener und in geringerem Maße weiter peripherwärts (Fig. 30). Auch an späteren Stadien der Spermienreifung werden ab und an ähnliche kleine Cytoplasmateile vom Schwanze abgeworfen.

inneren Hülle an späteren Stadien meistens nur von einer ganz dünnen äußeren Hülle umgeben sind, die an gewissen Präparaten (wie besonders an frisch zubereiteten Ausstrichpräparaten) kaum zu beobachten ist, an andern aber, besonders im Bereiche des proximalen Schwanzteiles, in mehr oder weniger gequollenem Zustande hervortritt.

Während sich die äußere Cytoplasmahülle an den geraden Spermien kontinuierlich vom Schwanze auf dem Kopfe fortsetzt, so liegt an den umgebogenen Spermien, wie man sich einfach ausdrücken kann, der Kopf zum Teil oder ganz, immer aber mit Freilassung des Spitzenstücks, innerhalb des proximalen Teiles der äußeren Schwanzhülle zurückgeschlagen.

Zu gleicher Zeit, wo die Cytoplasmahülle auf den Achsenfaden überwächst, nimmt dieser an Länge erheblich zu, so daß der junge Schwanz bald seine endgültige Länge, wenn nicht völlig, so doch beinahe, erreicht (vgl. Fig. U $_{1-3}$); das spätere Längenwachstum des Schwanzes scheint sich vornehmlich im Bereiche des Mittelstücks zu vollziehen.

Ehe wir nun zur Schilderung der Bildung von der inneren Schwanzhülle übergehen, werden wir das Verhalten der Centriolen während der Spermienreifung und die Bildung des accessorischen Achsenfadens betrachten.

Die Centriolen erleiden bei *Myxine* während der ganzen Spermienreifung nur sehr geringe Veränderungen; sie lassen sich an den reifen Spermien (Fig. 85, 90) in fast derselben Gestalt und an derselben Stelle des Kopfes nachweisen, wie am Anfang der Umlagerungsperiode; nur bekommen sie bei der Reifung allmählich zueinander und zur Spermienachse eine bestimmtere Stellung, als früher der Fall war, und zwar ist es besonders das proximale (Tochter-) Centriol, das seine Stellung ändert, während das distale (Mutter-) Centriol, das schon früh ungefähr die proximale Verlängerung des Achsenfadens bildete und sich scheinbar gleich nach dem Heranrücken der Centriolen gegen den Kern (vgl. oben) in seiner ganzen Länge an diesem befestigte, bei den Gestaltveränderungen des Kernes zur Längenachse desselben parallel zu liegen kommt. Am Anfang der Spermienreifung besteht gewöhnlich noch die frühere Verbindung zwischen den Centriolen, und das Tochtercentriol bildet mit dem Muttercentriol einen nach hinten und seitwärts offenen Winkel, der in der Regel spitzig ist (Fig. 17, 19), seltener 90° oder mehr beträgt (Fig. V, 18, 25—26). Diese Verbindung wird nun allmählich gelöst, und das Tochtercentriol

dreht sich, bis sein distales (ursprünglich freies) Ende nach hinten gerichtet ist und beide Centriolen somit zueinander eine parallele oder distalwärts leicht konvergierende Stellung bekommen. Dabei bleiben sie in der Regel in unmittelbarer Nähe voneinander gelegen, und es läßt sich in günstigen Fällen nachweisen, daß das Tochtercentriol meistens etwas kürzer als das Muttercentriol ist; seltener scheinen (vgl. oben. S. 160) die Centriolen schon beim Anfang der Reifung von derselben Größe zu sein; in solchen Fällen wird auch die Verbindung zwischen ihnen verhältnismäßig früh gelöst, und sie scheinen an späteren Stadien weiter voneinander liegen zu können als gewöhnlich.

Während der letzten Zeit der Reifung nehmen beide Centriolen scheinbar an Größe etwas ab.

Nach Vollendung der Drehung des proximalen Centriols, oder während dieselbe noch stattfindet, entsteht im Anschluß an sein distales Ende ein feiner, nach hinten laufender Faden, der allmählich stärker wird und sich bald zum Achsenfaden gesellt (Fig. 49), in andern Fällen aber an diesem entlang eine recht weite Strecke verläuft, ehe er sich mit ihm vereinigt (Fig. 32—33, 46—48). An fixiertem Material läßt sich oft an jungen Spermien feststellen, daß die beiden Fäden umeinander gewunden sind, während sie an späteren Stadien meistens miteinander in so intime Verbindung getreten sind, daß sie als ein einzelner Faden, der sich proximalwärts gegen die Centriolen gabelig teilt, hervortreten (Fig. 49, 56—62, 79, 83). Ab und an läßt sich aber auch jetzt, besonders an macerierten Präparaten, die Dualität des Achsenfadens auf größeren oder kleineren Strecken sicher nachweisen. Nicht ganz selten kommen auch Spermien vor, deren Centriolen Achsenfäden von gleicher Dicke tragen, und zwar scheinen dies eben solche Spermien zu sein, deren beide Centriolen von gleicher Größe sind und sich frühzeitig getrennt haben (Fig. 32 und 46).

Der accessorische Achsenfaden scheint, soweit wir an macerierten Spermien haben feststellen können, nie die Länge des Hauptfadens zu erreichen, indem er sich über die distale Grenze des Mittelstücks kaum weit hinaus erstreckt.

So wie an früheren Stadien, zeigt der Mitochondrienkörper auch während der Spermienreifung an den verschiedenen Präparaten ein sehr wechselndes Verhalten, es ist uns auch nicht gelungen, über die Art und Weise, wie aus ihm (in Verbindung mit der Sphäre) die innere Schwanzhülle hervorgeht, zur vollen Klarheit zu gelangen.

An lebenden jungen Spermien bildet der Mitochondrienkörper eine dem hinteren Kernpole dicht anliegende Ansammlung relativ großer, lichtbrechender Körnchen (vgl. Fig. T_1), deren Menge etwas wechselnd sein kann. Indem nun der Kopf in die Länge wächst, nimmt auch der Mitochondrienkörper an Breite ab, verdichtet sich um den Achsenfaden und gleitet allmählich peripherwärts auf denselben (Fig. T_{3-4}); dabei hält sich recht lange am hinteren Kernpole eine größere Anhäufung von Körnchen, die sich erst an den Schlußstadien der Reifung, indem das ganze Verbindungsstück in die Länge wächst, ausgleicht. Die proximale Hälfte bis zu zwei Dritteln des Achsenfadens zeigt sich dann von einer recht gleichmäßigen, sich distalwärts leicht verjüngenden, lichtbrechenden Hülle umschlossen (Fig. T_{15}), die in allen Fällen von gleicher Dicke und ungefähr von gleicher Länge zu sein scheint.

An den umgebogenen Spermien scheint, wenigstens in vielen Fällen, an der Stelle, wo sich die äußere Cytoplasmahülle vom Vorderende des Kopfes auf den Schwanz überschlägt, der peripherischen Verbreitung der Mitochondrien ein erheblicher Widerstand geboten zu werden, und dies mag der Grund sein, warum an solchen Spermien der Kopf bei dem Längenwachstum des Verbindungsstücks manchmal stark in die Länge gezogen wird (vgl. Fig. 55, 67—68), während in andern Fällen, wo keine solche Dehnung des Kopfes eintritt, sich das Verbindungsstück bogenförmig vom Kopfe abhebt (vgl. Fig. 52—54, 58).

Die an Osmium-Fuchsin-Ausstrichpräparaten beobachteten Bilder stimmen, was die innere Schwanzhülle betrifft, mit den oben von lebendem Material geschilderten recht gut überein. Der Mitochondrienkörper bildet hier mit der Sphäre einen dichten, intensiv gefärbten Körper von feinkörnigem und meistens etwas faserigem Bau, der mit seinem proximalen Teil die hintere Kuppe des Kopfes wie ein Eichelnapf die Eichel umschließt und dabei auf der dorsalen Seite etwas weiter als auf der ventralen hinaufreicht, indem er den Achsenfaden bis zu seiner Ursprungsstelle am Rücken des Kopfes begleitet. Während nun allmählich die achsiale Partie des Körpers auf den Achsenfaden hinüberwächst, hält in der Regel, ähnlich wie an lebenden Spermien, am distalen Kopfende eine mehr oder weniger ausgeprägte Auftreibung an (Fig. 77—78), die erst kurz vor beendigter Reifung vollkommen verschwindet (Fig. 79—82).

Während weder die lebenden Spermien noch die erwähnten Ausstrichpräparate besonders auffällige Größenunterschiede des Mito-

chondrienkörpers aufweisen, so finden wir an unsren früher (S. 157) erwähnten, mit Eisenhämatoxylin gefärbten Schnittpräparaten, wo dieser Körper mit besonderer Deutlichkeit hervortritt und sich aus staubfeinen Körnchen aufgebaut zeigt, an den jungen Spermien ähnliche Unterschiede wie an den Spermatiden vor, während dagegen die reifen Spermien keine entsprechenden Unterschiede zeigen. Bei Verfolgung der Spermienreifung an diesen Präparaten erhält man den Eindruck, daß immer eine bestimmte Menge von Mitochondrien zum Aufbau der inneren Schwanzhülle verbraucht wird, während in vielen Fällen ein größerer oder geringerer Teil des Körpers am ursprünglichen Platz, dicht hinter dem Kopfe zurückbleibt, um kurz vor beendigter Reifung innerhalb der äußeren Schwanzhülle peripherwärts abzugleiten, um allmählich abgeworfen oder aufgelöst zu werden (Fig. 69—73).

Fig. V.

Junges Spermium. Vergr. wie Fig. A. $^2/_3$.

Wie oben erwähnt, scheint an den meisten unsrer Präparate der Mitochondrienkörper mehr oder weniger aufgelöst zu sein, und die achsiale Partie der jungen Schwänze zeigt sich dann viel weniger kompakt und körnig, dafür aber in der Regel ausgeprägter streifig oder faserig gebaut als in den oben beschriebenen Fällen. In der Regel tritt diese achsiale Partie als ein gegen die äußere Cytoplasmaschicht recht wohl abgegrenztes Kegelchen hervor, in dessen dorsaler Wand der Achsenfaden verläuft, und das auch sonst allseitig von oft sehr hervortretenden Fäserchen, die eine Art »Faserkorb« bilden, umgeben ist (Fig. S); die Fäserchen laufen distalwärts spitzig zusammen, proximalwärts befestigen sie sich auf dem hinteren Umkreis des Kopfes oder lassen sich über den Kopf bis gegen das Spitzenstück hin verfolgen (Fig. 32, V). An Präparaten, die mit Methylenblau und Eosin gefärbt sind, können diese Fäserchen, ähnlich wie die Zugfasern der Mitosen und die Faserbündel der Cytoplasmakörper (vgl. unten), einen leichten rötlichen Ton annehmen, und es läßt sich vielleicht aus diesem Verhalten vermuten, daß sich die Sphäre an ihrem Aufbau beteiligt; auch der Umstand, daß diese Fäserchen an Präparaten, wo der Mitochondrienkörper fast vollkommen aufgelöst, die Sphäre aber an früheren Entwicklungsstadien gut gefärbt ist, am meisten hervortreten, könnte für die Richtigkeit einer solchen Annahme sprechen.

Indem nun die Kondensation des Kopfes fortschreitet und das Verbindungsstück des Schwanzes, dem der beschriebene Faserkorb an Ausbreitung entspricht, in die Länge wächst, wird der fascrige Bau desselben wieder undeutlicher und verliert sich schließlich meistens vollständig; an späteren Stadien lassen sich in der Regel nur einige wenige, häufig, wie es scheint, zwei feine aber scharf begrenzte Fäserchen nachweisen, die vom distalen und ventralen Ende des Kopfes auf den Schwanz in distaler Richtung recht weit verfolgt werden können (Fig. T_{11a}, V, 60); wir dürfen aber nicht mit Sicherheit den Ursprung dieser Fäserchen, die einen konstanten Bestandteil des Spermienschwanzes zu bilden scheinen, und die wir die Ventralfasern nennen möchten, auf die früheren Korbfasern zurückführen. Proximalwärts über den Kopf haben wir sie nicht verfolgen können.

An Ausstrichpräparaten, die nach Fixierung mit Flemmings oder Zenkers Flüssigkeiten mit Eisenhämatoxylin gefärbt sind, sieht man meistens an den jungen Spermien innerhalb oder zwischen den erwähnten Korbfasern eine größere oder geringere Menge graugefärbter Körnchen, die um den proximalen Teil des Achsenfadens, vor allem an seiner dorsalen Seite, gelegen sind (vgl. Fig. 44—60). Während der weiteren Entwicklung sieht man nicht selten, daß sich diese Körnchen, die augenscheinlich vom Mitochondrienkörper herrühren, gewissermaßen in spiraligen Bändern um den Achsenfaden anordnen (vgl. Fig. 50, 52, 57); wir dürfen aber über die Bedeutung derartiger Bilder keine bestimmte Meinung äußern. Häufig findet man auch, besonders an etwas späteren Stadien, daß im Bereiche des Verbindungsstückes der Achsenfaden mit seiner inneren Hülle einen spiraligen Verlauf hat (Fig. 56), was sicherlich auf eine Kontraktion der äußeren Schwanzhülle zurückzuführen ist.

Über das Schicksal des Mitochondrienkörpers, der sich in den männlichen Geschlechtszellen von *Myxine* von den Ursamenzellen an beobachten läßt, haben wir somit gefunden, daß er sich bei der Spermienreifung über den proximalen Teil des Achsenfadens verteilt und zur Bildung einer recht ansehnlichen Hülle, die mehr als die Hälfte des Fadens umschließt, das Material liefert, daß er aber in Fällen, wo er als kompakter Körper von wechselnder Größe hervortritt, sehr wahrscheinlich auch Stoffe andrer Natur enthält, die bei der Präparation in den meisten Fällen aufgelöst werden.

An den letzten Stadien der Spermienreifung wächst die innere Schwanzhülle in distaler Richtung weit auf den Achsenfaden über; bei den jetzt eintretenden inneren Umwandlungen der Schwanzhüllen

wird die äußere cytoplasmatische Hülle immer unscheinbarer, sei es, daß sie sich der inneren Hülle dicht anlegt oder vielleicht zum Teil abgeworfen wird. Es wird jetzt in der Regel nicht mehr möglich, die distale Grenze weder der inneren noch der äußeren Schwanzhülle mit Sicherheit zu erkennen, und obgleich wir den Eindruck bekommen haben, daß die äußere Hülle immer etwas weiter distalwärts als die innere reicht, so dürfen wir dies nicht mit absoluter Sicherheit behaupten; es wäre ja möglich, daß der freilich wenig hervortretende Unterschied, der sich noch an den reifen Spermien zwischen einem dünneren »Endstück« und einem etwas stärkeren »Hauptstück« feststellen läßt, auf andern Verhältnissen, in die wir nicht haben eindringen können, beruhte.

Fig. W.

Lebende reife Spermien, in physiologischer Kochsalzlösung untersucht. Die Schwänze der in 1 und 2 abgebildeten Spermien bewegten sich bei der Zeichnung noch lebhaft.
Vergr. Linse 1.5 mm. u. Ocular 8. $^3/_4$.

Bei der Behandlung mit den verschiedenen Flüssigkeiten können die Spermien, reife und unreife, in oft erheblichem Maße ihre Form ändern, und zwar teils durch Kontraktion, teils durch Quellung ihrer verschiedenen Teile. So zeigen sich z. B. an Osmium-Fuchsin-Ausstrichpräparaten die Spermien im ganzen meistens größer als in frischem Zustande, und besonders erscheint hier der Kopf, in geringerem Maße auch das Mittelstück der Spermien gequollen, während die äußere Cytoplasmahülle meistens wenig hervortritt (vgl. Fig. 77—82). Viel häufiger aber kommt es bei der Präparation zu einer Kontraktion des Kopfes und einer Aufquellung der äußeren Cytoplasmahülle. Eine solche Anschwellung der ganzen äußeren Hülle haben wir besonders in einigen Fällen nach Fixierung mit Hermanns Flüssigkeit sehr ausgesprochen gefunden (vgl. Fig. 84—87). Auch an lebenden Spermien, die in destilliertem Wasser oder dünnen Salzlösungen untersucht werden, bemerkt man, daß sie sehr schnell ihre ursprüngliche Form ändern, indem sich Flüssigkeit innerhalb ihrer äußeren

Cytoplasmahülle ansammelt. Die Aufblähung der Cytoplasmahülle fängt immer an der ventralen Seite des Spermiums an (vgl. Fig. T, besonders 11—15) und kann, besonders an reifen Spermien, zuletzt einen solchen Grad erreichen, daß die ganze Cytoplasmahülle ein großes Bläschen bildet, an dessen innerer Wand der Kopf und der proximale Teil des Schwanzes mit ihren dorsalen Kanten oft festgewachsen sind, während der distale Teil des Schwanzfadens innerhalb des Bläschens frei liegt (Fig. W, vgl. auch Fig. 74—76); dabei kann die Beweglichkeit des Schwanzes noch völlig erhalten sein, und man kann nicht selten beobachten, wie der mit dem Mittelstück verbundene Teil der Bläschenwand bei den Schwingungen des Schwanzes kielartig hervorgetrieben und hin- und hergeschlagen wird, während sich der dünne, distale Teil des Schwanzes innerhalb des Bläschens sehr schnell bewegt.

Unzweifelhaft haben wir in solchen Fällen mit einer Quellung, die auf Einwirkung hypotonischer Medien beruht, zu tun, und die oben beschriebenen Veränderungen der Spermien sind somit denen vollkommen analog, die Kolzoff (06) neulich nach Beobachtungen an *Anodonta*-Spermien geschildert hat. Ähnlich wie dieser Forscher es hat, haben wir mehrmals beobachtet, daß die gequollenen Hüllen zweier oder mehrerer Spermien miteinander zu einem großen Bläschen verschmelzen können (Fig. W_{4-5}, 86—87).

Von der soeben beschriebenen Aufblähung der äußeren Cytoplasmahülle des Spermiums zu unterscheiden ist eine andre Art von Bläschenbildung im Bereiche des Schwanzes, die sowohl zusammen mit jener als auch allein auftreten kann. An fixierten Spermien, vor allem an solchen, deren Köpfe schon recht weit kondensiert sind, läßt sich nicht selten ein größeres oder kleineres helles Bläschen beobachten, das der distalen Fläche des Kopfes direkt anliegt, und das den Achsenfaden mit der Mitochondrienhülle an seiner dorsalen, die »Ventralfasern« an seiner ventralen Seite hat (Fig. 29 rechts, 37, 40, 60, 66, 70, $T_{6,\ 10-11,\ 14-15}$, W_4). Wir halten es für wahrscheinlich, daß dieses Bläschen, dessen Wand aus einem Teil der Kernmembran gebildet zu werden scheint, einem Austreten von Flüssigkeit aus dem Kopfe sein Entstehen verdankt, sei es, daß dieser Vorgang artifiziell hervorgerufen ist oder bis zu einem gewissen Grade auch die natürliche Kondensation des Kopfes begleitet.

Die reifen Spermien von *Myrine* (Fig. T_{15}, 63, 65, 79—80, 82, 84—90, 107) besitzen eine Länge von ungefähr 0,060—0,065 mm[1], wovon 0,01—0,012 mm auf den Kopf fällt.

[1] Die Messungen sind an Osmium-Fuchsin-Ausstrichpräparaten ausgeführt.

Der Kopf ist scheinbar bilateral symmetrisch gebaut. Sein Durchschnitt ist sphärisch, im schmaleren Vorderteile oft seitlich leicht zusammengedrückt. Sein größter Durchmesser entspricht ungefähr der Befestigungsstelle der Centriolen und beträgt etwa 0,0025—0,003 mm. Der Vorderteil ist nicht selten flaschenhalsähnlich verschmälert, dabei an seiner Spitze aber wieder etwas verbreitert (Fig. 84, 90), so daß das Spitzenstück demselben wie ein halb ausgezogener Pfropf ansitzt. An lebenden beweglichen Spermien beobachtet man oft, daß der dünnere Vorderteil des Kopfes etwas biegsam ist. Der Hinterteil des Kopfes springt in ventraler Richtung vor, und seine distale Fläche ist dorsalwärts und nach hinten gekehrt, meistens ist sie leicht konvex, seltener etwas ausgehöhlt (vgl. Fig. 85, 88 und T_{15}, ein extremer Fall ist in Fig. 93 wiedergegeben).

Der Kopf erscheint in unbeschädigtem Zustande lichtbrechend und fast völlig homogen und strukturlos, nur ab und an läßt er eine wenig hervortretende Längsstreifung vermuten. Wie das Studium gequollener und beim Druck des Deckgläschens zerquetschter Köpfe lehrt (Fig. 83), beruht diese Längsstreifung auf dem Vorhandensein zahlreicher, feiner, aber distinkter Fäserchen, die vom Spitzenstück, zum Teil zu Bündeln vereinigt, in seichten Windungen über den Kopf verlaufen und vom distalen Ende desselben auf den Schwanz übertreten. Sehr wahrscheinlich haben wir es hier mit Fäserchen zu tun, die in oder innerhalb der äußeren Cytoplasmahülle des Spermiums liegen und eine Art Stützskelett bilden[1]). Es liegt nahe anzunehmen, daß sie aus den früher sichtbaren Korbfasern (vgl. S. 199) hervorgegangen sind.

Wie zerquetschte oder macerierte Spermien zeigen, besitzt das Spitzenstück eine erheblich größere Festigkeit als der eigentliche Kopf.

Der Schwanz der reifen Spermien ist im lebenden Zustande, wenn er sicht nicht bewegt, gerade ausgestreckt oder zeigt eine leichte ventrale Krümmung; er scheint sich bei oberflächlicher Betrachtung distalwärts ganz allmählich zu verjüngen und läuft in eine äußerst feine Spitze aus, so daß es sehr schwer ist festzustellen, wo er aufhört. In geeigneten Fällen kann man aber sowohl an lebenden wie an fixierten Spermien, besonders an solchen, die noch nicht vollkommen reif sind, zwei Stellen erkennen, wo der Schwanz etwas plötzlicher an Stärke abnimmt, und wir können hiernach den ganzen

[1]) Diese Fasern sind wahrscheinlich von derselben Natnr wie die von Retzius (02) an Spermien von *Acanthias* und von Koltzoff (06) an Spermien mehrerer Evertebraten beschriebenen Stützfäden.

Schwanz in drei Stücke einteilen, die wir nach der gebräuchlichen Nomenklatur als Verbindungs- oder Mittelstück, Hauptstück und Endstück bezeichnet haben.

Das Verbindungsstück nimmt den größten Teil des Schwanzes ein, seine Länge beträgt durchschnittlich 0,025—0,030 mm; an frischen Spermien zeigt es sich stärker lichtbrechend als der übrige Teil des Schwanzes und läßt in günstigen Fällen an gefärbten Spermien eine ganz feine Querstreifung wahrnehmen, die sich zeichnerisch kaum wiedergeben läßt. Vom distalen Teil des Schwanzes fällt ungefähr 0,014—0,018 mm auf das Hauptstück, 0,004 bis 0,006 mm auf das Endstück.

Von einem Hals in gewöhnlichem Sinne (vgl. Waldeyer 06 kann bei Myxine nicht die Rede sein, da die Centriolen nebeneinander in ihrer ganzen Länge dem hinteren Kopfteile anliegen und mit den proximalen Enden der beiden Achsenfäden in unmittelbarem Zusammenhange stehen. Auch scheint sich die von den Mitochondrien gebildete Hülle — sowohl nach lebenden Spermien als nach Ausstrichpräparaten zu urteilen — in proximaler Richtung bis zu den distalen Enden der Centriolen hinauf zu erstrecken. Immerhin gewinnt man jedoch manchmal, besonders nach Bildern an Schnittpräparaten, den Eindruck, daß der vorderste Teil des Schwanzes etwas anders als das eigentliche Verbindungsstück gebaut ist; nicht selten scheint nämlich die Mitochondrienhülle erst eine kurze Strecke hinter dem Kopfe mit einer kleinen Verbreiterung anzufangen, und man kann dann zwischen dieser und der hinteren Fläche des Kopfes oft ein winziges helles Bläschen wahrnehmen, in dessen dorsaler Wand die beiden sich gabelig spreizenden Achsenfäden, in der ventralen aber die an reifen Spermien sonst nicht sichtbaren Ventralfasern (vgl. oben) verlaufen (Fig. 88). In solchen Fällen hat es den Anschein, als ob der Kopf vom Verbindungsstück durch einen ganz kurzen »Hals« getrennt wäre; wir halten es für recht wahrscheinlich, daß diese Bilder durch Retraktion der inneren Schwanzhülle, vielleicht auch durch Kontraktion des Kopfes zustande kommen, dürfen uns jedoch über diesen Punkt nicht mit Bestimmtheit äußern.

Wenn lebende Spermien im Seewasser unter das Deckgläschen gebracht werden, zeigen sie sich meistens bewegungslos; in günstigen Fällen kann man jedoch hier und da einige finden, die sich lebhaft bewegen und in größeren oder kleineren Kreisen herumschwimmen. Wir haben den Eindruck bekommen, daß der distale, dünnere Teil des Schwanzes bei den Bewegungen wie ein Propeller das ganze

Spermium vorwärtstreibt; dieser Teil führt nämlich überaus schnelle schraubenförmige Schwingungen aus, während der proximale Teil des Schwanzes viel langsamere pendelartige Schwingungen um einen Punkt in der vorderen Hälfte des Verbindungsstückes macht. Wir zählten einmal, daß der Kopf eines Spermiums, das freilich schon ein wenig »ermüdet« war, in einer Minute 21 Schwingungen nach links und ebensoviele nach rechts ausführte, während die vom distalen Teile des Schwanzes ausgeführten Schwingungen unzählbar waren. Bei den Schwingungen des proximalen Teiles des Spermiums wird der Kopf auch etwas hin und her um seine Längenachse rotiert. Niemals sahen wir, daß der dem Halse andrer Spermien entsprechende vorderste Teil des Schwanzes als eine Gelenkstelle diente, in welcher der Kopf Biegungen gegen den Schwanz ausführte.

B. Bdellostoma burgeri.

Während die reifen Spermien von *Bdellostoma* (vgl. Fig. 124—126) denen von *Myxine* sehr ähnlich sehen, erscheinen die jungen Spermien dieser beiden Myxinoiden, vor allem was die Form ihrer Köpfe betrifft, wie unsre Figuren zeigen, recht verschieden. Die auffallenden Unterschiede, die zwischen den ausgeprägtesten Formen der unreifen Spermien unsrer beiden Objekte bestehen, werden indessen auf beiden Seiten durch viele Übergangsformen vermittelt.

Die jungen Spermien von *Bdellostoma* zeigen im ganzen einen viel mehr hervortretenden asymmetrischen Bau und eine weit kompliziertere Skulptur als die von *Myxine*; da sie aber in dieser Hinsicht sehr viele Variationen aufweisen, und es an unsrem Material recht selten gelingt, die Sagittalebene der Spermien sicher festzustellen, so haben wir bezüglich dieser Verhältnisse dem, was aus unsren Zeichnungen zu ersehen ist, nur wenig hinzuzufügen.

Die Formveränderungen des Kernes fangen früher bei *Bdellostoma* als bei *Myxine* an sichtbar zu werden, indem der Kern bald nach der Befestigung der Centriolen an seiner dorsalen Seite mehr oder weniger ausgeprägt die Form eines abgerundeten Kegels mit unregelmäßig gestalteter Basalfläche annimmt (Fig. 109—110, 127). Es entwickelt sich nun, ähnlich wie bei *Myxine*, in der hinteren Verlängerung der Kernachse ein Schwanzausläufer, der entweder von Anfang an den Achsenfaden umschließt oder sich doch bald mit diesem vereinigt. Gleichzeitig mit der Entwicklung dieser Schwanzanlage tritt am Vorderende des Kopfes eine auffällige Veränderung ein, indem die das Spitzenbläschen tragende Partie sehr rasch zu einem langen,

schmalen, von dem in seiner Form noch wenig veränderten großen Hinterteil des Kopfes scharf abgesetzten Schnabel auswächst (Fig. 111 bis 117). Während sich dieser schmale Vorderteil des Kopfes an unsren mit Hämatoxylin und Eosin doppelgefärbten Zupfpräparaten in seinem Verhalten zu Farbstoffen nicht vom Hinterteil unterscheidet, so wird er an Schnittpräparaten, wo die Elemente im ganzen kleiner erscheinen, vom Eisenhämatoxylin, in geringerem Grade auch von andern Farbstoffen erheblich stärker gefärbt als der Hinterteil und zeigt sich dabei von diesem durch eine recht scharfe Linie abgegrenzt (Fig. 128—129). Die Absetzung des Vorderteiles des Kopfes gegen den Hinterteil desselben bleibt eine verschieden lange Zeit bestehen und kann sehr ausgeprägt sein (Fig. 118—119); wenn sich aber die Kondensation des Kopfes stärker entwickelt, gleicht sich der Unterschied allmählich aus, und die Retortenform des Kopfes wird in die eines regelmäßig zugespitzten Kegels verändert (Fig. 120—123).

Die distale Fläche des Kopfes zeigt bei *Bdellostoma* in der Regel eine sehr ausgeprägte, schief dorsalwärts gerichtete Aushöhlung und läuft nach hinten in zwei meistens ungleich langen, seitlichen Zipfeln aus (vgl. Fig. 115—116, 120, 122—123), von denen feine Fäden auf den Schwanz hinüberzulaufen scheinen. In der proximalen Partie dieser Aushöhlung liegen die Centriolen, die indessen an unsrem Material im ganzen wenig hervortreten, so daß wir über ihr näheres Verhalten nichts mitteilen können.

Ab und zu zeigt sich an unsren Präparaten der Kopf etwas geschwollen und dabei leicht spiralig gewunden (vgl. Fig. 121), was sehr wahrscheinlich auf das Vorhandensein ähnlicher »Skelettfasern« wie der für *Myxine* oben beschriebenen (vgl. S. 203) zurückzuführen ist.

Umgebogene Spermien kommen bei *Bdellostoma* auf dieselbe Weise wie bei *Myxine*, aber als eine Seltenheit vor (vgl. Fig. 134).

Das Spitzenstück tritt, nachdem die Spermienreifung angefangen hat, mit großer Deutlichkeit als helles Bläschen hervor, das mit einer stark färbbaren Scheibe dem Vorderteile des Kopfes ansitzt und, ähnlich wie bei *Myxine*, an etwas vorgeschrittenen Stadien in seinem Inneren eine Verdichtung aufweist, die an ihrer Spitze am stärksten gefärbt wird (Fig. 112, 115, 121, 123).

Über die feineren Vorgänge bei der Entwicklung des Schwanzes gestattet uns unser Material keine genaueren Aufschlüsse zu geben.

Die reifen Spermien von *Bdellostoma* (Fig. 124—126) sehen denen von *Myxine* sehr ähnlich, ihre Köpfe sind aber etwas schlanker als diejenigen der *Myxinen*-Spermien und zeigen gewöhnlich eine seichte S-förmige Krümmung; der ventralwärts gerichtete Fortsatz des hinteren Kopfteiles ist ausgeprägter als bei *Myxine*, das feine kegelförmige Spitzenstück etwas länger. Nach Färbung mit Eisenhämatoxylin erkennt man die beiden Centriolen als zwei kleine Körner auf der dorsalen Seite des hinteren Kopfteiles (Fig. 126); das proximale Centriol scheint nicht, wie bei *Myxine*, neben dem distalen in derselben Höhe am Kopfe zu liegen, sondern an seiner proximalen Seite. Das Verhalten des Achsenfadens zu den Centriolen haben wir nicht sicher festzustellen vermocht.

Die Länge der Spermien beträgt 0,044—0,050 mm, wovon 0,009—0,010 mm auf den Kopf fällt. Die Länge des Spitzenstückes ist etwa 0,0006 mm, der größte Durchmesser des Kopfes 0,0015 mm. Ebensowenig wie bei den Spermien von *Myxine* läßt sich am Schwanze der *Bdellostoma*-Spermien die distale Grenze des Verbindungsstücks sicher bestimmen, die Länge desselben scheint aber meistens 0,021—0,026 mm zu betragen. Das Vorhandensein eines Endstücks haben wir nicht sicher feststellen können.

Anhang zur Spermienreifung.

Späteres Schicksal der abgeworfenen Cytoplasmakörper.

Die von den jungen Spermienanlagen losgetrennten Cytoplasmakörper (vgl. S. 178—79) erleiden eine sehr eigentümliche und charakteristische Umbildung.

Wie früher beschrieben, sind diese Körper gleich nach der Abwerfung häufig mit zahlreichen, abgerundeten, nach allen Richtungen hin austretenden, pseudopodienähnlichen Ausläufern versehen (vgl. Fig. 19—20, 27*a*, 28), während sie in andern Fällen regelmäßiger abgerundet erscheinen; das letztere ist an unsren Präparaten von *Bdellostoma* fast immer der Fall. In ihrer centralen Partie zeigen die Körper eine meistens deutlich hervortretende körnige Verdichtung (vgl. Fig. 27*a*), die, soweit wir einsehen können, aus Sphärensubstanz, vielleicht auch zum Teile aus Mitochondrien besteht.

Wie oben (S. 179) für *Myxine* erwähnt, scheinen sich die Cytoplasmakörper in seltenen Fällen auf die Weise verändern zu können, daß sie eine sehr große Zahl ganz feiner verästelter Ausläufer hinaus-

[1] Die Messungen sind an Formalin-Zupfpräparaten ausgeführt.

schicken (vgl. Fig. 27*d*); wir halten es indessen nicht für unmöglich, daß diese Erscheinung, die nur an gewissen Präparaten angetroffen wird, auf Einwirkung der Fixierungsflüssigkeiten auf eben abgeworfene Cytoplasmakörper beruhen kann. Die Umbildung, die die Körper in der ganz überwiegenden Mehrzahl der Fälle erleiden, ist jedenfalls von andrer Art.

Zu gleicher Zeit, wenn an den jungen Spermien die Schwanzausläufer zur Entwicklung kommen und ihre Köpfe in die Länge zu wachsen anfangen, findet auch ein Längenwachstum der ihnen angehörigen Cytoplasmakörper statt. Die unregelmäßigen, pseudopodienähnlichen Ausläufer werden eingezogen, während gleichzeitig von der centralen Verdichtung aus Bündel von feinen Fäserchen entwickelt werden (Fig. 27*e*), die den Korbfasern der jungen Spermien auffallend ähnlich sehen und wie diese nach Färbung mit Methylenblau und Eosin einen leichten rötlichen Ton zeigen (vgl. Fig. 106).

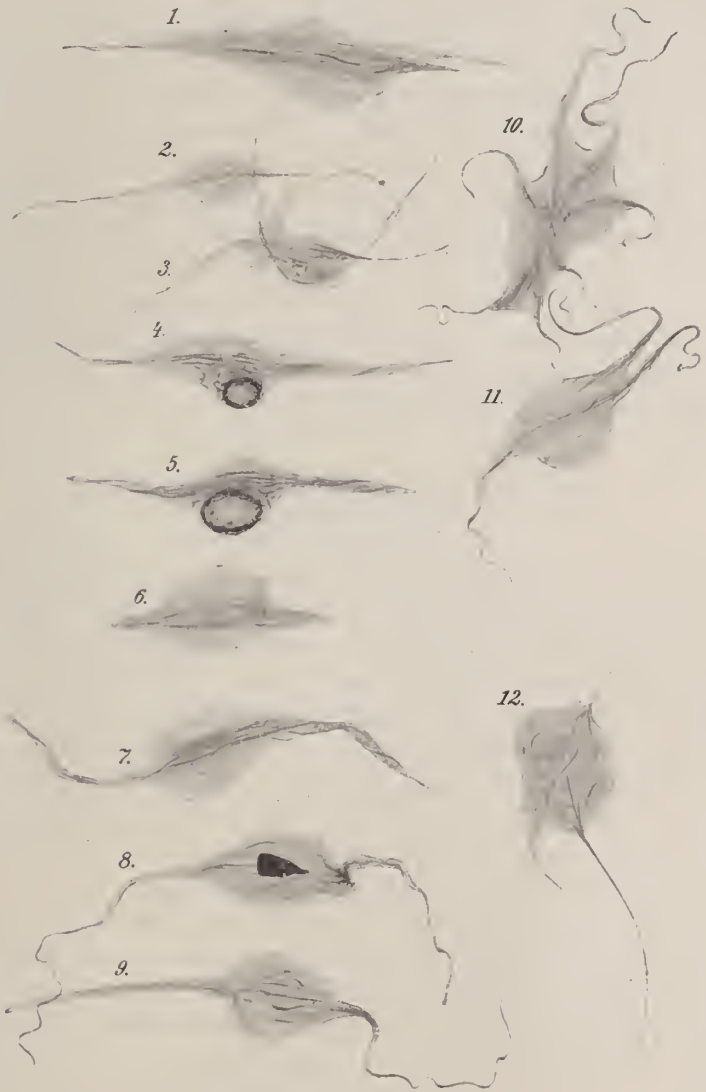
Die Faserbündel wachsen in der Regel rasch in die Länge und treiben dadurch den Cytoplasmakörper in langen zugespitzten Zipfeln hervor, die vom übrigen Teile des Körpers mehr oder weniger scharf abgegrenzt sein können (Fig. 27*f*, X). In den meisten Fällen, bei *Bdellostoma* fast ausnahmslos, wachsen die Fäden in zwei entgegengesetzten Richtungen aus, indem sie in der centralen Partie des Körpers kontinuierlich ineinander übergehen, und die Körper bekommen dann die Form abgeplatteter Spindeln (Fig. X 2, 6–9, 27*e—f*, 106, 135); ab und an können sich die Zipfel peripherwärts teilen, oder es können vom Centrum Faserbündel nach mehreren Richtungen auswachsen, so daß die Körper eine unregelmäßige Sternform bekommen (Fig. X_{10}); dabei gehen die Fasern meistens im Centrum ineinander über, seltener kann man beobachten, daß von der centralen Verdichtung aus ein Faserbündel nach einer Seite auswächst, ohne sich nach der entgegengesetzten Seite fortzusetzen.

Bei ihrem Wachstum scheinen die achsialen Fasern allmählich miteinander zu verschmelzen und dadurch recht wohl begrenzte, stärker färbbare spindelförmige Körper zu bilden, die von der äußeren, locker gebauten, aus undifferenziertem Cytoplasma bestehenden Partie der Körper umschlossen werden; in diesem äußeren Teile läßt sich in der Regel an älteren Cytoplasmakörpern eine Vacuolisation wahrnehmen.

Das Längenwachstum der Cytoplasmakörper scheint sich während der ganzen Reifung der ihnen angehörigen Spermien fortzusetzen und kann einen sehr wechselnden Grad erreichen. Manchmal

findet man in den reifen Hodenfollikeln spindelförmige Cytoplasmakörper, deren Form an die einer glatten Muskelzelle erinnert, und deren Zipfel ebenso lang oder sogar länger als die reifen Spermien sein können, während andre Körper mehr plump und nur mit relativ

Fig. X.



Umbildung der Cytoplasmakörper.
In 4, 5 und 8 ist die Cytoplasmaabwerfung nicht eingetreten. 4—5 vorgeschrittene Chromatolyse der Kerne, 8 ein scheinbar fast normales Spermium, innerhalb des Cytoplasmakörpers gelegen.
Vergr. Linse 1.5 mm. Ocular 6. $^2/_3$.

kurzen Ausläufern versehen sind. Auch die Größe der Körper kann sehr verschieden sein, was natürlich auf die verschiedene Menge des von den jungen Spermien auf einmal abgeworfenen Cytoplasmas zurückzuführen ist. Die beiden Zipfel eines spindelförmigen Cytoplasmakörpers erreichen meistens ungefähr die gleiche Länge, seltener erscheint der eine kurz und abgerundet, während der andre sehr lang und spitzig ausgezogen ist. Bei *Bdellostoma* sind die ausgewachsenen Cytoplasmakörper meistens stark zusammengebogen, so daß die breitere Partie eine Kahnform bekommt, während die beiden langen Ausläufer aufgerollt oder umeinander gewunden sind (vgl. Fig. 135*d*).

Niemals haben wir an frischen Ausstrichpräparaten auch die geringste aktive Bewegung der Cytoplasmakörper beobachten können.

Sowohl bei *Myxine* wie bei *Bdellostoma* kann es vorkommen, daß der Cytoplasmakörper in größerer oder geringerer Ausdehnung mit dem Sperminm in Verbindung bleibt und daß die beiden Gebilde trotzdem manchmal ihre Umwandlungen auf normale Weise durchlaufen können (vgl. Fig. 66, 135 *b—e*).

III. Bemerkungen über einige häufige Anomalien bei der Spermienbildung.

Die vielfachen atypischen Verhältnisse, die bei der Entwicklung der männlichen Geschlechtszellen unsrer Objekte zur Beobachtung gelangen, auszuforschen, wäre eine Aufgabe für sich, die sehr viel Zeit und Mühe in Anspruch nehmen würde. Es ist keineswegs unsre Absicht, auf dieses schwierige Kapitel hier näher einzugehen, doch möchten wir dem Leser im Anschluß an unsre Schilderung der typischen Spermienbildung einige Anomalien, die uns besonders häufig begegnet sind und die zum Teile über die Natur der Vorgänge bei der normalen Spermiogenese gewisse Aufschlüsse zu geben imstande zu sein scheinen, mit einigen Worten vorführen.

Die Anomalien, mit denen wir uns hier beschäftigen wollen, gehören, soweit sie die Spermienbildung betreffen, zwei Kategorien an. Die erstere Kategorie umfaßt atypische Spermienformen, vor allem Doppelbildungen, deren Entstehen auf Unregelmäßigkeiten im Ablauf der vorangehenden Zell- oder Kernteilungen zurückgeführt werden kann, bei denen aber der Reifungsvorgang auf einigermaßen normale Weise vollendet wird; zur letzteren Kategorie gehören aber Entwicklungshemmungen der Spermatiden, die auf Störungen

im normalen gegenseitigen Verhältnis der einzelnen Teile derselben zurückzuführen sind.

Wir werden uns zuerst mit Anomalien der ersten Kategorie beschäftigen.

1. Doppelbildungen kommen unter den Spermien unsrer beiden Objekte recht häufig vor; sie können sehr verschiedene Grade aufweisen, und zwar werden alle Übergänge vorgefunden zwischen Zwillingsspermien, die nur in geringer Ausdehnung miteinander verwachsen sind, und solchen, an denen die Doppelnatur nur an der vorderen oder hinteren Partie des Kopfes zu erkennen ist, oder wo nur die Schwänze in größerem oder geringerem Maße doppelt, die Köpfe aber einfach erscheinen. Was die Größe betrifft, so können die Doppelspermien recht erhebliche Verschiedenheiten zeigen, indem einige zwei, andre aber nur einem normalen Spermium zu entsprechen scheinen.

Wie ihre Histogenese lehrt, können die Doppelbildungen tatsächlich auch auf zwei ganz verschiedene Weisen entstehen, und zwar entweder durch Verwachsung zweier Spermienanlagen oder durch Spaltung von einer solchen Anlage. Wir werden in Übereinstimmung mit Retzius (vgl. unten) die ersteren als echte, die letzteren als unechte Doppelbildungen bezeichnen.

Wir müssen nun gleich darauf aufmerksam machen, daß wir in vielen Fällen aus der Größe der Doppelbildungen allein nicht sicher entscheiden können, ob sie als echte oder als unechte aufzufassen sind; dazu können nämlich schon die normalen Spermien zu erhebliche Variationen an Größe zeigen; es gibt für diese Entscheidung nur ein Kriterium, das völlig maßgebend ist: echte Doppelspermien besitzen, wenn sie nicht pathologisch verändert sind, zwei Centriolenpaare und zwei doppelte Achsenfäden, die unechten dagegen nur zwei einfache Centriolen und Achsenfäden.

A. Echte Doppelbildungen gehen, soweit wir haben feststellen können, immer aus Doppelspermatiden hervor, die wieder dadurch entstehen, daß bei der zweiten Reifungsteilung die Cytoplasmaeinschnürung ausbleibt, während die Tochterplatten entweder auf normale Weise von einander getrennt werden, so daß zwei normal große Kerne hervorgehen, oder in größerer oder geringerer Ausdehnung in Zusammenhang bleiben und von einer gemeinsamen Kernvacuole umschlossen werden, wodurch ein runder Kern von der doppelten normalen Größe oder zwei mehr oder weniger miteinander

verwachsene Kerne entstehen. Solche Doppelspermatiden besitzen von Anfang an immer zwei getrennte Centriolenpaare, die bei der unmittelbar auf die Teilung folgenden Wanderung der Centriolen einander entgegenrücken und schließlich unweit voneinander gelagert werden. Sie können in einigen Fällen von getrennten Sphären umschlossen werden, und es kann mit jedem Centriolenpaar ein Sphärenbläschen zur Entwicklung gelangen; nicht selten bekommen aber die beiden Centriolenpaare eine gemeinsame, mehr oder weniger in die Breite gezogene Sphäre, und es wird auch, wovon wir uns überzeugt haben, in einigen Fällen nur ein Sphärenbläschen gebildet. Der Mitochondrienkörper scheint immer ungeteilt zu bleiben. Das primäre Spitzenbläschen hat an etwas älteren Doppelspermatiden, wenn zwei Kerne vorhanden sind, in dem den Centriolen gegenüberliegenden (vorderen) Winkel zwischen beiden Kernen seine Lage und kann, ähnlich wie das Sphärenbläschen, einfach oder doppelt sein.

Aus diesem verschiedenen Verhalten der Anlagen der Spermienteile ergeben sich die verschiedenen Formen von Doppelspermien, die aus solchen Spermatiden hervorgehen können, von selbst; an unsren Tafeln haben wir einige Beispiele abgebildet.

In Fig. 131 ist ein junges Doppelspermium von *Bdellostoma* wiedergegeben, dessen Kopf zwar auffallend groß ist, sich in seinem Baue aber von dem eines normalen Spermiums in keiner Hinsicht unterscheidet: am hinteren Kopfteile liegen aber zwei recht weit voneinander getrennte Centriolenpaare, die von diesen ausgehenden Achsenfäden vereinigen sich kurz hinter dem Kopfe miteinander. Diesem Spermium sehr ähnlich ist das in Fig. 38 von *Myxine* abgebildete, wo auch eine Doppelbildung des hinteren Kopfteiles andeutungsweise ausgesprochen ist; die weit getrennten Centriolen, von denen die Achsenfäden ausgehen, ließen sich, wahrscheinlich wegen ihrer Lage an den Kanten des Kopfes, nicht mit Sicherheit als doppelt erkennen, und wir können deshalb auch nicht mit absoluter Bestimmtheit behaupten, daß wir hier eine echte Doppelbildung vor uns haben, obwohl die Größe des Kopfes nach dieser Richtung zu deuten scheint.

Schon beim ersten Blick präsentieren sich die in Fig. 39 und 130 dargestellten Spermien als Doppelbildungen, deren Köpfe an ihren vorderen Teilen gespalten und mit zwei wohl entwickelten Spitzenstücken versehen sind, an ihren hinteren Teilen aber nur verbreitert erscheinen.

Die häufigsten vielleicht von allen echten Doppelspermien sind an unsren Präparaten solche, deren beide Köpfe vollkommen selb-

ständig sind und wo die Verwachsung sich auf den Schwanz beschränkt (vgl. Fig. 40, 94[1]), 132); scheinbar ist in solchen Fällen meistens nur die äußere Schwanzhülle gemeinsam, während die mit getrennten inneren Hüllen versehenen Achsenfäden sich oft umeinander drehen (Fig. 40). Es mag wohl recht wahrscheinlich sein, daß sich einige solche »Zwillingsspermien« bei ihrer weiteren Reifung voneinander vollkommen trennen, und daß somit aus einer Doppelspermatide schließlich zwei normale Spermien hervorgehen können.

B. Unechte Doppelbildungen (Spaltbildungen) sind, wie wir glauben, auf Spermatocytenteilungen, in denen die Centriolen eine verfrühte Entwicklung zeigten (vgl. S. 158) zurückzuführen.

Wie wir in einer früheren Arbeit (05 b) beschrieben haben, können die Centriolen der Spermatocyten I und II von *Myxine* in ihrer Entwicklung dem Kerne vorauseilen und sich schon während der Metaphasen oder frühen Anaphasen voneinander trennen, wodurch drei- oder vierpolige Mitosen (Mitosen mit gespaltenen Polen) hervorgehen. Wenn die Centriolen sich während der Kernteilung weit voneinander getrennt haben, können während der Telophase, wie früher erwähnt, die Chromosomen der einen oder beider Tochterplatten voneinandergerissen werden, so daß die jungen Zellen zwei Kerne, die von gleicher (vgl. Fig. B) oder häufiger von ungleicher (vgl. Fig. Y_1) Größe sind, bekommen. Wo die Centriolen während der Mitose weniger weit voneinanderrücken, wird gewöhnlich ein normaler, runder oder ein bohnenförmiger Kern gebildet.

Wenn die erwähnte Anomalie bei der zweiten Reifungsteilung eintritt, bekommen wir nach dem oben Angeführten Spermatiden mit gespaltenen oder ungespaltenen Kernen und zwei mehr oder weniger weit voneinander getrennten Centriolen. Wenn die Entwicklung der Centriolen nur wenig verfrüht ist, verhalten diese sich in den Mitosen auf normale Weise, trennen sich aber in den Spermatiden zu einer früheren Zeit als gewöhnlich.

Wie man einsehen wird, können somit alle Übergänge vorkommen zwischen normalen Spermatiden und solchen, die gespaltene Kerne und getrennte Centriolen besitzen.

Schon bei unsrer Behandlung der Spermienbildung haben wir (vgl. S. 197) erwähnt, daß nicht ganz selten junge Spermien anzutreffen sind, deren Centriolen von ungefähr gleicher Größe sind und Achsenfäden von gleicher Mächtigkeit tragen; diese Centriolen liegen

[1]) Eine partielle Verwachsung der beiden Köpfe des in dieser Figur wiedergegebenen Doppelspermiums ließ sich jedoch nicht sicher ausschließen.

gewöhnlich in einem gewissen Abstande voneinander am hinteren Kopfteile des Spermiums, und die von ihnen ausgehenden Achsenfäden können in einem größeren oder geringeren Teile des Verbindungsstückes getrennt verlaufen (vgl. Fig. 32, 33, 46, 48, 50). Ist nun die Spreizung der Achsenfäden nur geringfügig, scheinen sie von einer für beide gemeinsamen, in ihrer vorderen Partie etwas verbreiterten inneren Hülle umschlossen zu werden, wenn aber die Entfernung der Fäden größer ist, scheint jeder von diesen eine eigene innere Hülle zu bekommen.

Fig. Y.

Unechte Doppelbildungen.
1. Spermatide mit zwei ungleich großen Kernen, getrennten Centriolen und einem Sphärenbläschen.
2. Unreifes Spermium mit zwei ungleich großen Köpfen und gemeinsamem Schwanze.
Vergr. wie Fig. A. $^1/_1$.

Wie wir annehmen müssen, rühren solche Spermien eben von Spermatiden her, deren Centriolen eine verfrühte Entwicklung zeigten, und sie stehen somit solchen nicht fern, deren Köpfe wegen einer schon in der Mitose stattgefundenen Trennung der Centriolen eines Poles gespalten sind. Solche zweiköpfigen Spermien kommen eben bei Tieren, wo eine Spaltung der Pole in den Reifungsteilungen nicht selten ist, ab und an vor. Wir haben in Fig. Y_2 ein zu dieser Klasse gehörendes Spermium abgebildet, von dessen Köpfen der eine normal gebaut, der andre aber von sehr geringer Größe und atypischem Baue erscheint und kein Spitzenstück besitzt. Dieses Spermium kann wohl nur dadurch entstanden sein, daß die Tochterplatte nach der zweiten Reifungsteilung in zwei Teile gespalten wurde, von denen der eine nur aus ganz wenigen Chromosomen zusammengesetzt war.

Auch wenn die Centriolen eines Poles in der Mitose recht weit voneinander entfernt waren, scheinen sie bei ihrer auf die Teilung folgenden Wanderung einander nahe zu rücken; wir sehen deshalb, daß die beiden Achsenfäden, selbst wenn sie sich, wie in dem in

Fig. Y_2 wiedergegebenen Falle, auf verschiedenen Köpfen befestigen, sich nach hinten vereinigen. Wir haben überhaupt an unsrem Material niemals mit Sicherheit unechte Doppelbildungen mit völlig gespaltenem Schwanze, wie sie nach der vorliegenden Literatur bei gewissen andern Objekten recht häufig vorzukommen scheinen (vgl. unten), beobachtet.

Im Anschluß an unsre Besprechung der Doppelbildungen sei auch erwähnt, daß wir bei *Myxine* einmal ein normal gebautes Riesenspermium beobachteten, dessen Kopf vier- bis fünfmal größer als ein normaler Spermienkopf war. Auch haben wir einmal bei *Myxine* ein doppelschwänziges Zwergspermium vorgefunden (Fig. 92); wie dasselbe hervorgegangen ist, können wir nicht sagen, es ließe sich aber wohl annehmen, daß es von einer Spermatide mit gespaltenem Kerne herrührte, deren beide Centriolen sich an dem kleineren Kerne befestigt hatten.

Wie allgemein bekannt, sind Spermien mit zwei Köpfen oder zwei Schwänzen von zahlreichen Verfassern bei den verschiedensten Tieren beschrieben worden[1]). Besonders haben sich die schwedischen Forscher Broman (02a—b) und Retzius (02) durch ausgedehnte Untersuchungen über den Bau und die Histogenese solcher Spermien große Verdienste erworben.

Nach Broman ist die Entwicklung der einköpfigen, zweischwänzigen Riesenspermien bei allen von ihm untersuchten Objekten insofern gleich, als sie ihren Ursprung im allgemeinen von Mitosen nehmen, deren Chromosomen alle zusammenbleiben und von einer gemeinsamen Kernmembran umgeben werden. Das an jedem Pole gelegene Centriol teilt sich während der Anaphase in zwei, und diese wandern dann unter der Zelloberfläche den von dem andern Spindelpole kommenden Centriolen entgegen, und es entwickelt sich auf normale Weise ein Schwanzfaden im Anschluß an jedes Centriolenpaar (02a, S. 530—31). Wenn aber in der zweiten Reifungsteilung die Chromosomen zwar auf die Spindelpole verteilt werden, eine nachfolgende Cytoplasmateilung aber ausbleibt, so entstehen zweikernige Riesenspermatiden, die zur Bildung von zweiköpfigen Spermien Anlaß geben können (S. 533).

Wie man einsehen wird, stimmen diese Beobachtungen Bromans, die an Spermien des Menschen, des Salamanders und einiger Hai-

[1]) Ausführliches Literaturverzeichnis bei Broman (02b).

fische (*Mustelus* und *Scyllium*) gemacht sind, mit unsren Erfahrungen über das Hervorgehen der echten Doppelbildungen bei unsrem Material vollkommen überein; dagegen erwähnt Broman keine zweischwänzigen Spermien, die nach ihrem Baue mit unsren unechten Doppelbildungen verglichen werden konnten. Von solchen finden wir aber bei Retzius eine eingehende Beschreibung, die von zahlreichen Abbildungen begleitet wird.

Retzius ist zu der Überzeugung gelangt, daß wenigstens beim Menschen und bei den Säugetieren die Mehrzahl der einköpfigen Doppelschwänze durch eine Spaltung des Achsenfadens in zwei Teilfäden entstehen. Diese Auffassungsweise findet er durch folgende zwei Tatsachen begründet: erstens gibt es eine ganze Reihe von Übergangsformen zwischen den typisch einschwänzigen und den atypisch doppelschwänzigen, zweitens finden sich bei allen diesen Übergangsformen, gerade wie bei den typischen einschwänzigen, stets nur zwei proximale Centralkörperkörner. Seltener entstehen nach Retzius bei dem von ihm untersuchten Material doppelschwänzige Riesenspermien auf die von Broman gefundene Weise. »Man könnte demnach mit Recht zwischen den echten Doppelschwänzen im Sinne Bromans, den echt biuroiden Spermien und den durch Spaltung des Schwanzes entstandenen, die als pseudobiuroide Spermien zu bezeichnen sind, unterscheiden« (S. 60).

Retzius gelangt also durch seine Studien reifer Säugetierspermien zu genau derselben Auffassung von der Natur der Doppelbildungen, zu der wir nach histogenetischen Untersuchungen an unsrem Material gelangt sind. Es besteht zwar zwischen den Beobachtungen von Retzius und den unsrigen ein Unterschied, dem aber keine prinzipielle Bedeutung beigelegt werden kann; während er nämlich bei seinem Material eine völlige Spaltung des Schwanzes relativ häufig vorgefunden hat, scheint eine solche bei *Myxine* jedenfalls äußerst selten vorzukommen.

2) Entwicklungshemmungen der Spermatiden. Während, wie oben geschildert, zwischen den ausgewachsenen Spermatiden sowohl Doppelbildungen wie Spaltbildungen relativ häufig anzutreffen sind, so kommen pathologische Zellen hier nicht in größerer Zahl als in früheren Generationen der männlichen Geschlechtszellen vor. Auffallend häufig findet man dagegen solche zwischen Spermien von verschiedenem Entwicklungsgrade, und es unterliegt keinem Zweifel, daß wir es hier in der Mehrzahl der Fälle mit Entwicklungshemmungen zu tun haben, die auf eine Störung des normalen Ablaufs, der den

Reifungsvorgang einleitenden Umlagerungen innerhalb der Spermatide zurückzuführen sind.

Die häufigste Störung in der Umbildung der Spermatiden besteht darin, daß die Abwerfung des Cytoplasmakörpers nicht zustande kommt und das Längenwachstum des Kernes unterbleibt. Während das Cytoplasma dieser pathologischen Zellen ganz dieselben Veränderungen erleidet wie die typischerweise abgeworfenen Cytoplasmakörper, degeneriert der Kern früher oder später (vgl. Fig. Z, X_{4-5}, 135a). In mehreren Fällen haben wir beobachten können, daß das Längenwachstum des die Spermiumanlage noch einschließenden Cytoplasmakörpers sich zuerst durch Veränderungen der Sphäre kundgibt, indem hier feine Züge oder Fäserchen auftreten, die nach beiden Seiten, gewöhnlich ungefähr quer zur Kernachse, auswachsen, und die den Faserbündeln der abgeworfenen Cytoplasmakörper ganz ähnlich sehen und sich wie diese verhalten. In einer Reihe solcher atypischen Zellen, wo das Längenwachstum des Cytoplasmas kürzlich angefangen hatte, haben wir mit Sicherheit feststellen können, daß sich die Wanderung des Sphärenbläschens gegen das Vorderende des Kernes nicht eingestellt hatte (Fig. Z_1), und daß meistens auch die Centriolen nicht in die gewöhnliche intime Beziehung zum Kerne getreten waren (Fig. Z_{1-4}).

Fig. Z.

Hemmungsbildungen von Spermatiden. Bezeichnungen und Vergr. wie Fig. A. 2/3.

Viel seltener als die jetzt besprochene Anomalie kommt es während der Umlagerungsperiode vor, daß die Kondensation des

Kernes zur normalen Zeit nicht anfängt; in solchen Fällen scheint immer die Einwanderung des chromatoiden Körpers in den Kern verspätet oder völlig gehemmt zu sein (vgl. Fig. N, Z_4). Wie sich in solchen Fällen die spätere Entwicklung geartet haben würde, darüber dürfen wir nichts Sicheres sagen; doch erschien in einigen der von uns beobachteten Fälle dieser Natur das Kerngerüst schon etwas alteriert, so daß wir annehmen müssen, daß der Kern in beginnender Degeneration begriffen war.

Wenn wir das, was uns die oben kurz erwähnten Entwicklungshemmungen der Spermatiden gelehrt haben, mit unsren Erfahrungen über den normalen Ablauf der Umlagerungen innerhalb der Spermiumanlage zusammenstellen, so gelangen wir zu folgenden Schlüssen bezüglich des inneren Zusammenhangs dieser letzteren Vorgänge:

1) In jeder Spermatide fängt zu bestimmter Zeit ein Längenwachstum an, zu dem der Impuls wahrscheinlich von der Sphäre ausgeht. Das Längenwachstum der abgeworfenen Cytoplasmakörper und das der Spermienanlagen findet auf analoge Weise statt und ist wahrscheinlich auf dieselben Kräfte zurückzuführen.

2) Das Längenwachstum des Kernes wird erst durch die Vereinigung des Sphärenbläschens mit dem primären Spitzenbläschen möglich.

3) Die Abwerfung des Cytoplasmakörpers von der Spermiumanlage tritt nur ein, wenn diese letztere entwicklungsfähig ist.

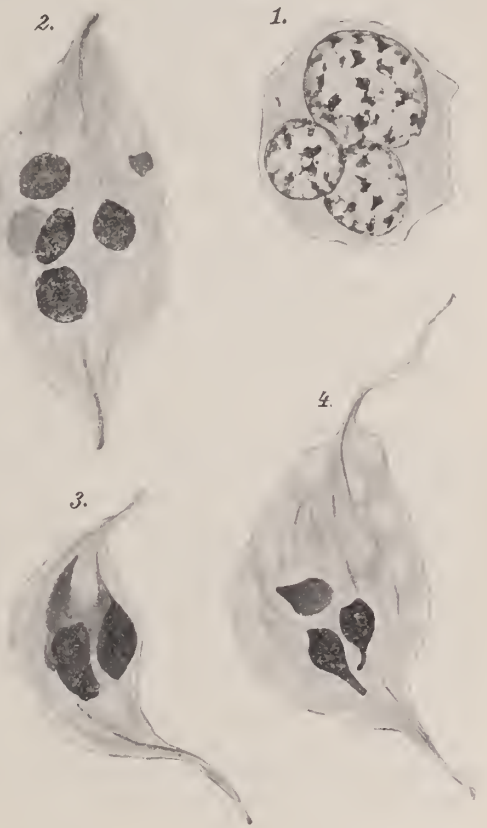
4) Die Kondensation des Kernes kann erst nach der Vereinigung des chromatoiden Körpers mit demselben eintreten.

So, wie schon aus unsren Figuren hervorgehen wird, kommen die soeben besprochenen Anomalien — Hemmung der Wanderung der Centriolen und des Sphärenbläschens sowie die des Eintretens des chromatoiden Körpers in den Kern — recht häufig miteinander kombiniert vor; doch kann wenigstens die letztere dieser Entwicklungsstörungen sehr wohl isoliert auftreten und außerdem in der Mehrzahl der Fälle fehlen, wo die beiden ersteren Anomalien vorhanden sind. Was nun das Verhältnis zwischen diesen betrifft, so ist es sicher, daß in den meisten Fällen, wo die Wanderung des Sphärenbläschens unterblieben ist, die der Centriolen auch nicht eingetreten war; doch glauben wir, ohne uns in diesem Punkt mit Sicherheit aussprechen zu können, daß diese beiden Anomalien in selteneren Fällen voneinander isoliert auftreten können; so halten wir es z. B. für die in Fig. Z_4 abgebildete Zelle für wahrscheinlich, daß die Spitzenanlage auf normale Weise gebildet worden ist,

obwohl die Befestigung der Centriolen am Kerne unterdrückt worden war.

Zum Beschluß dieser kurzen Erwähnung der häufigsten Entwicklungsanomalien der Spermatiden sei noch mit wenigen Worten einiger Bilder gedacht, die uns in einem Hoden von *Myxine* begegnet sind, der neben Follikeln mit normalen, fast reifen Spermien zahlreiche Follikel enthielt, in denen die Zellen pathologisch verändert erschienen. In diesen letzteren Follikeln fanden wir zwischen scheinbar typisch entwickelten Spermatiden größere Zellen, die einen großen oder mehrere kleine Kerne enthielten (vgl. Fig. A A_1). Diese Kerne stimmten in ihrem Aussehen nur wenig überein mit den Kernen der Spermatiden und Spermatocyten, zeigten dagegen eine auffällige Ähnlichkeit mit Spermatogonienkernen aus der Ruhephase und den verschiedenen Stadien der Prophase. In einigen dieser Kerne hatte sich das Kerngerüst in Klumpen gesammelt, welche teilungsreifen Chromosomen ähnlich sahen; nur waren sie meistens erheblich größer als solche. Das Verhalten des Centralapparates konnte leider an diesen Zellen nicht genauer studiert werden, es ließ sich aber beobachten, daß sich in den Zellen, deren Kernmembranen aufgelöst waren, eine Art von Spindelapparat entwickelte, der sowohl mit der Spindelfigur einer Mitose als vor allem auch mit den Faserbündeln

Fig. A A.



Pathologisch veränderte Zellen aus einem Hodenfollikel von *Myxine*.
Erklärung im Text. Vergr. wie Fig. A. 2/3.

der abgeworfenen Cytoplasmakörper eine große Ähnlichkeit hatte. Zwischen den nach beiden Seiten ausgewachsenen »Spindelfasern«, die ähnlich wie in den abgeworfenen Körpern das Cytoplasma in langen Zipfeln vorgetrieben hatten, lagen die Chromatinklumpen, die in einigen Zellen eine ungefähr runde Form hatten und in keiner intimen Verbindung mit den von einem zum andern Zipfel verlaufenden Fasern zu stehen schienen (vgl. Fig. AA_2), in andern Zellen aber, die wahrscheinlich als weitere Entwicklungsstadien der ersteren aufgefaßt werden mußten, sich an ihrem einen Ende spitzig ausgezogen zeigten, während das andre Ende abgerundet war, so daß die Klumpen eine auffallende Ähnlichkeit mit Spermienköpfen bekamen (vgl. Fig. AA_4). Es hatte dann häufig den Anschein, als ob sowohl von ihrem zugespitzten wie von dem abgerundeten Ende Fäserchen ausgingen, die sich in den Zipfeln des Cytoplasmas fortsetzten (Fig. AA_3); seltener erschienen die Chromatinklumpen an beiden Enden zugespitzt. Niemals haben wir Zeichen einer Teilung dieser Chromatinklumpen, mehrmals aber die eines Hinfalls beobachtet.

Von welcher Natur die Zellen sind, aus denen sich die beschriebenen abnormen Gebilde entwickeln, können wir nicht sicher sagen. Nach dem Aussehen ihrer Kerne halten wir es aber für recht wahrscheinlich, daß sie als Zellen aufzufassen sind, in denen die Konjugation der Chromosomen überhaupt nicht eingetreten ist, die verschiedenen Zellteile aber bis zu einem gewissen Grade die für Spermatocyten und Spermatiden charakteristischen Veränderungen durchlaufen haben. Wenn wir diese abnormen Zellen hier erwähnt haben, so ist es aus dem Grunde geschehen, weil scheinbar ähnliche Bildungen von einem früheren Untersucher der Spermienentwicklung von *Myxine* (Cunningham) beschrieben worden sind und für seine Beurteilung der normalen Spermiogenese eine sehr wichtige Rolle gespielt haben (vgl. unten).

IV. Frühere Angaben über die Spermien und ihre Bildung bei den Myxinoiden.

Die vorliegende Literatur über die Spermien der Myxinoiden und ihre Entwicklung ist sehr spärlich und rührt von einer Zeit her, wo man noch nicht sehr tief in das Wesen der Spermiogenese eingedrungen war.

Die erste Mitteilung über die Spermien von *Myxine* verdanken wir Cunningham (87), der bei drei Tieren Spermien in geringer

Zahl vorfand, ohne jedoch ihre Entwicklung näher verfolgen zu können. Die wenigen Stadien, die er herausfinden konnte, hat er in seiner Fig. 14 wiedergegeben. Die Spermien besitzen einen birnenförmigen Kopf, der sehr stark lichtbrechend und scharf konturiert ist. Der dickere Hinterteil des Kopfes wird von einem durchsichtigen Cytoplasmakörper umgeben, der sich in einem langen Schwanz fortsetzt. In einigen Fällen waren zwei Spermien mit ihren Schwänzen verbunden, und der zwischen beiden Köpfen verlaufende Faden besaß spindelförmige Verdickungen, die aus hellem Cytoplasma bestanden. In andern Fällen zeigte eine sphärische Zelle zwei Ausläufer, von denen der eine den Schwanz eines Spermiums darstellte, während der andre in einer Spitze auslief; auch wurden Zellen beobachtet, die ein oder mehrere spermienkopfähnliche Gebilde einschlossen. Cunningham stellt sich nach diesen Bildern die Entwicklung der Spermien auf die Weise vor, daß aus den Kernen der Spermatocyten eine Anzahl von Spermienköpfen hervorgehen, die aus der Zelle hinauswandernd das Cytoplasma derselben in Fäden, die zu Spermienschwänzen werden, ausziehen.

Kurz nach der Veröffentlichung dieser Arbeit Cunninghams erschien die wichtige Mitteilung Nansens (87). Nansen hat keine eingehende Untersuchung der Spermiogenese von *Myxine* angestellt, liefert aber von derselben eine kurze Schilderung, die von zahlreichen klaren Abbildungen begleitet wird. Nach Nansen entsteht jedes Spermium aus einer runden Spermatide durch Längenwachstum des Kernes und des Zelleibes derselben (Fig. 5, 16—17), und es liegen gar keine Tatsachen vor, die zur Stütze der Angaben Cunninghams vom Hervorgehen mehrerer Spermien aus einem »Spermatoblast« dienen könnten; über die Natur der von diesem Forscher beschriebenen Bildungen kann er nichts Sicheres aussagen, hält es aber für möglich, daß dieselben als artifiziell veränderte Spermien aufzufassen sind.

Wie die Zeichnungen Nansens lehren, hat er die Spitzenanlage der jungen Spermien erkannt (Fig. 17 h, k) und auch die abgeworfenen Cytoplasmakörper gesehen, ohne aber über deren Bedeutung klar zu werden (Fig. 4, 16—17).

Die Kritik, der Nansen die Angaben Cunninghams unterworfen, hat diesen veranlaßt, seine Untersuchungen über die Spermienbildung von *Myxine* später (92) wiederaufzunehmen, und zwar an einem reichlicheren Material, das er in Alverströmmen bei Bergen gesammelt hat. Durch diese erneute Untersuchung fand Cunningham seine

früheren Angaben über die Entwicklung mehrerer Spermien aus einem »Spermatoblast« in vollem Maße bestätigt, doch gelang es ihm nicht, die Teilung der Spermatocytenkerne in Spermienköpfe zu verfolgen. Die zwischen den reifen Spermien vorkommenden kernlosen Cytoplasmakörper faßt Cunningham als die von den Spermien verlassenen »Spermatoblasten« auf: die Ausläufer der letzteren geben die Wege an, auf welchen die Spermien aus denselben ausgewandert sind. Die Spermienentwicklung bei *Myxine* soll nach Cunningham somit von der bei andern Wirbeltieren festgestellten recht verschieden sein und mit der bei gewissen Borstenwürmern und Mollusken gefundenen übereinstimmen.

Nach den Abbildungen Cunninghams können wir nicht bezweifeln, daß er als erster die Spermien von *Myxine* gesehen hat, wir müssen aber, wie aus der Schilderung unsrer Befunde hervorgehen wird, Nansen darin Recht geben, daß die Auffassung Cunninghams bezüglich der Entwicklung der Spermien vollkommen falsch ist; nur durch Verkennung der wahren Natur der zwischen den Spermien vorkommenden Cytoplasmakörper und Einziehung unzweifelhaft abnormer Bilder in die typische Entwicklungsreihe der Spermien ist dieser Forscher zu seiner Auffassung von der Spermienbildung geführt worden. Die von ihm als »Spermatoblasten« gedeuteten Zellen sind wohl aller Wahrscheinlichkeit nach von ähnlicher Natur wie die von uns in Fig. AA wiedergegebenen, oben beschriebenen Zellen und haben sicherlich mit der normalen Spermienreifung ebensowenig etwas zu tun wie jene. Ob die in seiner Fig. 1b—c abgebildeten, mehrere spermienkopfähnliche Körper einschließenden Gebilde auch von dieser Natur sind, oder ob wir hier durch hypotonische Einwirkung des Untersuchungsmediums gequollene und miteinander verschmolzene Spermien (vgl. oben S. 202) vor uns haben, wollen wir unentschieden lassen[1].

Über die Spermien von *Bdellostoma* finden wir in der Literatur nur folgende kurze, von Doflein in einer brieflichen Mitteilung an Waldeyer (06, S. 119) gelieferte Schilderung: »Die Köpfe der Spermien von *Bdellostoma* (Stouti) sind spindelförmig, in eine Spitze ausgezogen und von 8—10 μ Länge. Das Verbindungsstück hebt

[1] Es mag wohl auch möglich sein, daß bei Tieren, die wie *Myxine* von recht tiefem Wasser etwa 60 bis 100 m aufgeholt werden, die Zellen schon durch die Herabsetzung des Druckes, sowie der Salinität des umgebenden Wassers unter Umständen beeinträchtigt werden können, trotzdem daß die Tiere mehrere Stunden am Leben bleiben.

sich wenig ab. Der Schwanz ist relativ stark, jedoch nicht besonders lang.« Eine Beschreibung, die, wie man sieht, mit unsren Befunden sehr wohl übereinstimmt.

V. Schlußbemerkungen.

Wenn wir zum Schluß einen Rückblick auf die Spermienreifung von *Myxine* werfen, so werden wir gleich sehen, daß wir in diesem Vorgang dieselben gröberen Züge festgestellt haben, wie die von der Spermienreifung andrer Wirbeltiere schon längst bekannten: Aus dem Kerne der Spermatide geht durch Längenwachstum und Kondensation der Spermienkopf hervor, aus der Sphäre wird ein Spitzenstück oder Spieß gebildet, die Centriolen treten zum Kerne in enge Beziehung, und im Anschluß an dieselben entsteht ein Achsenfaden, der die Grundlage des Spermienschwanzes bildet; um diesen Faden lagert sich wieder der Mitochondrienkörper als eine innere Schwanzhülle, während das undifferenzierte Cytoplasma der Spermatide zum größten Teil abgeworfen wird und sein übriger Teil die äußere Hülle des Spermiums bildet.

Unsre Untersuchungen haben indessen zugleich gezeigt, daß in den feineren Vorgängen der Spermiogenese bei *Myxine* an mehreren Punkten recht wesentliche Unterschiede von dem, was über diesen Prozeß von andern Objekten bekannt ist, vorhanden sind. Es kommen hier vor allem zwei Differenzen in Betracht:

1) Wir haben bei *Myxine* feststellen können, daß der aus den Kernen der Spermatocyten stammende chromatoide Körper, der einen konstanten Bestandteil der Spermatide bildet, während der Umlagerungsperiode in den Kern hineinwandert und wahrscheinlich für die Kondensation desselben von Bedeutung ist. Wie wir früher (05a, S. 280—83) ausführlich geschildert haben, sind scheinbar ähnliche Körper, sowohl in den Spermatocyten wie Spermatiden mehrerer andrer Wirbeltiere beschrieben und eine Bildung derselben vom Kerne von mehreren Forschern vermutet worden; eine Wiedervereinigung mit dem Kerne in den Spermatiden ist aber nach unsrem Wissen früher niemals beobachtet worden. Nach der Schilderung der meisten Verfasser scheinen die Körper in den Spermatiden keine Rolle zu spielen und im Cytoplasma früher oder später aufgelöst zu werden.

Aus der vorliegenden Literatur läßt sich, soweit wir übersehen können, kein sicherer Schluß über die Verwandtschaftsbeziehungen zwischen unsrem chromatoiden Körper und den chromatoiden Körpern oder Nebenkörpern der Autoren ziehen, und es muß deshalb

weiteren Untersuchungen vorbehalten sein zu entscheiden, inwieweit sich bei andern Objekten mit den von uns bei *Myxine* gefundenen analoge Verhältnisse nachweisen lassen[1]).

2) Eine zweite bemerkenswerte Erscheinung in der Spermiogenese von *Myxine*, zu der, soweit wir wissen, von der Spermienbildung bei andern Wirbeltieren bis jetzt kein Gegenstück bekannt ist, ist die Bildung des Spitzenstückes aus zwei getrennten Anlagen, die sich erst beim Beginn der Spermienreifung miteinander vereinigen. Von diesen Anlagen, die beide aus der Sphäre, und zwar, wie es scheint, auf ungefähr dieselbe Weise hervorgehen, nimmt die eine (das primäre Spitzenbläschen) unmittelbar nach dem Ablaufe der zweiten Reifungsteilung ihre definitive Lage am Vorderende des Kernes ein, während die zweite (das Sphärenbläschen) bis zum Anfang der Spermienreifung im entgegengesetzten Teile der Zelle, dicht neben den Centriolen, ihre typische Lage hat.

Wenn man die Literatur über die Spermiogenese der Wirbeltiere studiert, so wird man finden, daß die Anlage des Spitzenstückes des Spermiums sich bei einigen Objekten (*Selachiern*, Moore 96, Broman 01; *Amphiuma*, Mc. Gregor 99; Säugetieren, v. Lenhossék 98 u. a.) auf ähnliche Weise wie unser primäres Spitzenbläschen verhält, indem sie kurz nach der zweiten Reifungsteilung ihre endgültige Lage am Vorderende des Kernes einnimmt, bei andern (*Salamandra*, Meves 97; *Rana*, Broman 07) aber sich insofern wie das Sphärenbläschen von *Myxine* verhält, als sie unmittelbar vor dem Beginn der Spermienreifung vom hinteren Teile der Zelle gegen das Vorderende des Kernes wandert und sich hier befestigt; dagegen ist für kein andres Wirbeltier das gleichzeitige Vorhandensein dieser beiden Arten von Anlagen beschrieben worden.

Es scheinen somit nach unsren jetzigen Erfahrungen, was das Verhalten der Anlage des Spitzenstückes der Spermien vor dem Eintreten der eigentlichen Spermienreifung betrifft, bei verschiedenen Wirbeltieren recht bedeutende Verschiedenheiten zu bestehen. Diese Unterschiede gewinnen eine noch größere Bedeutung, wenn wir annehmen dürfen, daß bei andern Objekten, ähnlich wie bei *Myxine*,

[1]) Sehr eigentümlich ist es, daß in den Spermatiden des Eichhörnchens, wo nach Van Mollé 06) ein chromatoider Körper konstant vorhanden ist, dieser am Anfang der Spermienreifung in enge Beziehung zum Kerne tritt (vgl. seine Fig. 6—18), wobei Bilder zustande kommen, die an diejenigen, die zu derselben Zeit bei *Myxine* auftreten, in hohem Maße erinnern, ohne daß es jedoch zu einer wirklichen Vereinigung des Körpers mit dem Kerne kommt.

durch eine kurz nach dem Ablaufe der zweiten Reifungsteilung zum Kerne in Beziehung tretende (primäre) Spitzenanlage die Polarität der Spermatide bestimmt wird, während durch die sich erst beim Beginn der Spermienreifung vollziehende Wanderung einer (sekundären) Spitzenanlage gegen den vorderen Pol des Kernes das Längenwachstum des letzteren veranlaßt wird (vgl. Broman 01); es würden sich dann zwischen den bei den Wirbeltieren, sogar bei ganz nahestehenden Formen (wie z. B. *Salamandra* und *Amphiuma*), beschriebenen Spitzenanlagen prinzipielle Unterschiede ergeben, die zu den großen äußeren Ähnlichkeiten, die dieselben in ihrem sonstigen Verhalten meistens miteinander zeigen, in auffallendem Gegensatz stehen würden.

Es muß künftigen Untersuchungen vorbehalten bleiben zu entscheiden, ob solche Unterschiede tatsächlich vorhanden sind, oder ob auch bei andern Objekten, wie bei *Myxine*, die Anlage des Spitzenstückes aus zwei Teilen zusammengesetzt wird, von denen die eine aber so wenig hervortretend ist, daß sie sich bis jetzt der Beobachtung entzogen hat.

Soweit uns bekannt, liegt in der Literatur nur von einem Objekte, und zwar von einem Wirbellosen, eine genauere Beschreibung von Verhältnissen vor, die uns trotz großer äußerer Unähnlichkeiten doch bis zu einem gewissen Grade mit den von uns bei *Myxine* gefundenen homologisiert werden zu können scheinen. Nach den äußerst verdienstvollen Untersuchungen von Pantel und de Sinéty (07) wird bei *Notonecta* in den jungen Spermatiden eine Spitzenanlage (ébauche procéphalique) gebildet, durch deren Lage der vordere Pol des Spermiums bestimmt wird; unmittelbar vor dem Anfang der eigentlichen Spermienreifung spielt sich nun in den Spermatiden ein eigentümlicher Vorgang ab, der von den Verfassern als die Nutation bezeichnet wird, und der darin besteht, daß die Spitzenanlage sich distalwärts gegen den hinteren Kernpol verschiebt, an dieser Stelle eine durchgreifende Veränderung erleidet, um dann wieder zu ihrem ursprünglichen Platz zurückzukehren. Unmittelbar nach Vollendung dieser Nutation setzt das Längenwachstum des Kopfes ein[1].

Es scheint somit bei *Notonecta* wie bei *Myxine*, wenn auch auf andre Weise als hier, eine Wechselwirkung zwischen Teilen, die in

[1]) Ein ähnlicher Vorgang ist früher von Henking (91) in den Spermatiden von *Pyrrhocoris* gefunden und nach Pantel und de Sinéty in einer uns nicht zugänglichen Arbeit von Voinov bei *Cybister* geschildert worden. Selbst haben wir bei der Umbildung der Spermatiden von *Locusta* Bilder vorgefunden, die analog mit den von Pantel und de Sinéty gelieferten zu sein scheinen.

den Spermatiden am vorderen bzw. am hinteren Kernpole ihre Lage haben, stattzufinden und für das Eintreten des Längenwachstums des Kernes eine notwendige Bedingung zu sein. Diese Übereinstimmung in der Entwicklung zweier in ihrem Baue so äußerst verschiedenen Spermienformen scheint in der Richtung zu sprechen, daß wir hier mit Verhältnissen von allgemeinerer Bedeutung zu tun haben.

Biologische Station, Dröbak, den 23. Juli 1907.

Literatur.[1])

Benda, C. (1903), Die Mitochondria. Ergebn. d. Anat. u. Entwicklungsgesch. Bd. 12.

Broman, J. (1901), Über gesetzmäßige Bewegungs- und Wachstumserscheinungen (Taxis- und Tropismenformen) der Spermatiden, ihrer Centralkörper, Idiozomen und Kerne. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 59.

—— (1902a), Über Bau und Entwicklung von physiologisch vorkommenden atypischen Spermien. Anat. Hefte I. Bd. 18.

—— (1902b), Über atypische Spermien speziell beim Menschen und ihre mögliche Bedeutung, Anat. Anz. Bd. 21.

—— (1907), Über Bau und Entwicklung der Spermien von Rana fusca. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 70.

Cunningham, J. T. (1887), On the Structure and Development of the Reproductive Elements in Myxine glutinosa L. Quartl. Journ. of Micr. Sc. vol. 27.

——(1892), Spermatogenesis in Myxine glutinosa. Quartl. Journ. of Micr. Sc. vol. 33.

Goldschmidt, R., und Popoff, M. 1906), Die Karyokinese der Protozoen und der Chromidialapparat der Protozoen- und Metazoenzelle. Arch. f. Protistenk. Bd. 8.

Henking, H. (1891), Über Spermatogenese und deren Beziehung zur Eientwicklung bei Pyrrhocoris apterus L. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 51.

Janssens, F. A. (1905), Spermatogénèse dans les batraciens. III. Evolution des Anxocytes males du Batrachoseps attenuatus. La Cellule. t. 22.

Koltzoff, N. K. (1906), Über das Skelett des tierischen Sperminms. Biolog. Centralbl. Bd. 26.

Korschelt, E. u. Heider, K. (1902), Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte der wirbellosen Tiere. Allgemeiner Teil. Jena.

Lenhossék, M. v. (1898), Untersuchungen über Spermatogenese. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 51.

Mc. Gregor, J. H. (1899), The Spermatogenesis of Amphiuma. Journ. of Morphol. Suppl. to Vol. 15.

Meves, Fr. 1897), Über Struktur und Histogenese der Samenfäden von Salamandra maculosa. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 50.

—— (1899), Über Struktur und Histogenese der Samenfäden des Meerschweinchens. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 54.

[1]) Ausführliches Literaturverzeichnis bei Waldeyer (1906).

Meves, Fr. (1902), Struktnr und Histogenese der Spermien. Ergebn. d. Anat. u. Entwicklungsgesch. Bd. 11.
Moore, J. E. S. (1893), Mammalian Spermatogenesis. Anat. Anz. Bd. 8.
—— (1896), On the structural Changes in the reproductive Cells during the Spermatogenesis of the Elasmobranchs. Qnartl. Journ. of Micr. Sc. vol. 38.
Nansen, F. (1887), A Protandric Hermaphrodite (Myxine glutinosa. L. amongst the Vertebrates. Bergens Museums Aarsberetning. 1887.
Niessing, C. (1897), Die Beteiligung von Centralkörper und Sphäre am Aufbau des Samenfadens bei Säugetieren. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 48.
Pantel, J. et Sinéty, R. de (1907), Les Cellules de la lignée mâle chez le Notonecta glauca L. La Cellule. t. 23.
Renson, G. (1882), De la spermatogénèse chez les Mammifères. Arch. de Biologie. t. 3.
Retzius, G. (1902), Biologische Untersnchungen. Neue Folge. Bd. 10. Stockholm u. Jena.
Schoenfeld, H. (1900), La spermatogénèse chez le taurean. Bibliographie Anatom. t. 2.
—— (1903), Quelques détails de la spermiogénèse chez le taurean. Compt. rend. de l'associat. des anatom. 5e sess.
Schreiner, A. und K. E. (1905 a—b), Über die Entwicklnng der männlichen Geschlechtszellen von Myxine glutinosa L. I—II. Arch. de Biologie. t. 21.
—— Neue Studien über die Chromatinreifung der Geschlechtszellen. II. Die Reifung der männlichen Geschlechtszellen von Salamandra macnlosa Laur., Spinax niger Bonap. und Myxine glutinosa L. Arch. de Biologie. t. 22.
—— Nene Studien über die Chromatinreifnng der Geschlechtszellen. IV. Die Reifung der Geschlechtszellen von Enteroxenos östergreni. Bonn.
Schreiner, K. E. 1904), Über das Generationsorgan von Myxine glutinosa L. Biolog. Centralbl. Bd. 24.
Van Mollé, J. (1906), La spermatogénèse dans l'écureuil. La Cellule. t. 23.
Waldeyer, W. (1906), Die Geschlechtszellen. Hertwigs Handbuch d. vergl. u. exper. Entwicklungslehre der Wirbeltiere. Bd. I. 1. Jena.

Erklärung der Figuren.

Sämtliche Figuren sind mit Zeiss Apochr. 1.5 mm (Apert. 1.30), unter Benutzung des Abbeschen Zeichenapparats auf Objekttischhöhe entworfen. (Tubnsl. 160 mm.)

In allen Figuren bedenten:

B. Sphärenbläschen, *C.* chromatoider Körper, *M.* Mitochondrienkörper, *p. S.* primäres Spitzenbläschen, *S.* sekundäres Spitzenbläschen.

Tafel I.

Myxine glutinosa.

Sämtliche Figuren sind mit Oc. 12 entworfen.

Fig. 1—2. Erste Reifungsteilnng. Metaphase. Sphärenbläschen in Auflösung begriffen. Hermanns Gemisch, Eisenhämatoxylin. Eosin.

Fig. 3. Erste Reifungsteilung, Telophase. Ungleiche Verteilung des Mitochondrienkörpers auf die Tochterzellen. Sphärenbläschen in Bildung begriffen. Flemmings Flüssigkeit nach der Vorschrift von Benda, Eisenh.

Fig. 4. Erste Reifungsteilung, spätere Telophase. Zwei junge Sphärenbläschen im Anschluß an die Centriolen gebildet. Herm. Eisenh. Fuchs.

Fig. 5. Zweite Reifungsteilung, Telophase. Bildung des primären Spitzenbläschens und des Sphärenbläschens im Anschluß an die Centriolen. Herm. Eisenh. Fuchs.

Fig. 6. Junge Spermatide. Primäres Spitzenbläschen gebildet. Entstehung des Sphärenbläschens außerhalb des Cytocentrums aus einem im Cytoplasma freiliegenden Sphärenballen. Herm. Eisenh. Fuchs.

Fig. 7. Junge Spermatide. Die Centriolen mit dem Sphärenbläschen nach hinten um etwa 90° verschoben. Herm. Eisenh. Fuchs.

Fig. 8. Zwei junge Schwesterspermatiden. In der unteren das Sphärenbläschen in engem Anschluß an die Centriolen, in der oberen ein atypisches Verhalten: das Tochtercentriol ist am primären Spitzenbläschen zurückgeblieben, und auch die Wanderung des Muttercentriols ist etwas verspätet; Sphärenbläschen der oberen Zelle wahrscheinlich frei im Cytoplasma entstanden. Herm. Eisenh. Fuchs.

Fig. 9—10. Zwei ausgewachsene Spermatiden, die im Follikel eine benachbarte Lage hatten. Auffälliger Größenunterschied des Mitochondrienkörpers der beiden Zellen. Flemm. nach Benda. Eisenh.

Fig. 11. Ausgewachsene Spermatide. »Pseudopodien«bildung des chromatoiden Körpers. Herm. Eisenh.

Fig. 12. Spermatide aus dem Anfang der Umlagerungsperiode. Radiäre Anordnung des Kerngerüstes hervortretend. Herm. Eisenh.

Fig. 13. Dasselbe Stadium. Beginnende Wanderung der Centriolen gegen den Kern. Herm. Eisenh.

Fig. 14—20. Spermatiden aus der Umlagerungsperiode, Fig. 14—15 vor der Cytoplasmaabwerfung, die übrigen während oder nach derselben. Herm. Eisenh. Fuchs.

Fig. 14. Chromatoider Körper in Einwanderung durch die Kernmembran begriffen; Bildung von »Pseudopodien« von demselben.

Fig. 15. Atypisches Verhalten des Sphärenbläschens.

Fig. 16—20. Wanderung des Sphärenbläschens nach dem vorderen Kernpol.

Tafel II.

Myxine glutinosa.

Fig. 21—26, 32—38 und 40—42 mit Oc. 12, Fig. 27—31 und 39 mit Oc. 6 entworfen.

Fig. 21—24. Spermatiden aus der Umlagerungsperiode, Sphärenbläschen bis an den Rand des primären Spitzenbläschens vorgerückt; in Fig. 21—22 das Cytoplasma im Anschluß an das Sphärenbläschen zipfelartig ausgezogen. Bildung des Schwanzausläufers. In Fig. 24 der Achsenfaden mit dem Schwanzausläufer nach vorne umgebogen. Herm. Eisenh. Fuchs.

Fig. 25—26. Junge Spermien beim Beginn der Reifung. In Fig. 25 der Achsenfaden nach vorne umgebogen und mit dem Spitzenbläschen intim verbunden. In Fig. 26 verläuft der Achsenfaden über den Rücken des Schwanzausläufers in seitlicher und ventraler Richtung frei hinaus. Herm. Eisenh.

Fig. 27—29. Spermatiden, junge Spermien und frisch abgeworfene Cytoplasmakörper aus demselben Follikel gezeichnet. Fig. 27 *a—b* zwei Spermatiden in Cytoplasmaabwerfung; Fig. 27 *c* und Fig. 28—29 junge Spermien in nachträglicher Cytoplasmaabwerfung, in Fig. 28 der Kern quer durchschnitten; Fig. 27*d* ungewöhnliche Umbildung des Cytoplasmakörpers (Medusakopf); *e—f* gewöhnliche Form der Umbildung des Cytoplasmakörpers. Herm. Eisenh.

Fig. 30. Junges Sperminm mit nachträglicher Cytoplasmaabwerfung. Herm. Eisenh.

Fig. 31. Ganz junges Spermium mit dem abgeworfenen Cytoplasmakörper durch einen dünnen Stiel verbunden; sehr hervortretender Mitochondrienkörper. Flemming nach Benda. Eisenh.

Fig. 32. Älteres Spermium mit zwei ungefähr gleich starken Achsenfäden, die nach hinten zusammenlaufen. Mehrere feine Fädchen sichtbar, die vom Kopfe auf den Schwanz hinüber verlaufen. Herm. Eisenh.

Fig. 33. Spermium von ungefähr demselben Alter; Ventralfasern sichtbar. Herm. Eisenh.

Fig. 34. Älteres Spermium mit ungewöhnlichem Aussehen der Centriolen, die punktförmig erscheinen und zwei feinen Fädchen den Ursprung geben, die sich gleich zu einem starken Achsenfaden vereinigen. Herm. Eisenh.

Fig. 35. Vorderteil eines Spermienkopfes; innerhalb des Spitzenbläschens ein stark gefärbtes Zäpfchen sichtbar, das einer kleinen Scheibe ansitzt. Herm. Eisenh. Fuchs.

Fig. 36. Zeigt ungefähr dasselbe Verhalten des Spitzenstückes wie Fig. 35. Ausstrichpräparat. Zenker. Eisenh.

Fig. 37. Älteres Spermium mit vorgeschrittener Kondensation des Kopfes. Achsenfaden von Mitochondrien umlagert. Anfangsteil des Schwanzes etwas artifiziell gequollen. Flemming nach Benda Eisenh.

Fig. 38. Doppelsperminm mit einfachem Kopfe. Herm. Eisenh.

Fig. 39. Doppelspermium mit getrennten Vorderteilen des Kopfes. Herm. Eisenh.

Fig. 40. Doppelsperminm mit völlig getrennten Köpfen; beinahe reif.

Fig. 41—42. Fast reife Spermien. Ausstrichpräparat. Zenker. Eisenh.

Tafel III.

Myxine glutinosa.

Sämtliche Figuren sind mit Oc. 6 entworfen.

Fig. 43—66 und 74—76 nach Ausstrichpräparaten, die mit Flemmings Flüssigkeit fixiert und mit Eisenh. gefärbt waren.

Fig. 67 nach einem mit Hämatoxylin und Eosin gefärbten Formalin-Zupfpräparat.

Fig. 68 nach einem Schnittpräparat. Herm. Eisenh.

Fig. 69—73 nach Schnittpräparaten, Flemming nach Benda.

Fig. 74—76 stellen artifiziell veränderte Spermien dar.

Fig. 63—65 reife Spermien.

Tafel IV.

Myxine glutinosa.

Fig. 77—80 und 93 mit Oc. 8, die übrigen mit Oc. 12 entworfen.

Fig. 77—83 nach Osmium-Fuchsin-Ausstrichpräparaten gezeichnet.

Fig. 79 stellt ein fast reifes, Fig. 80 ein reifes Spermium dar.

Fig. 81—82 Kopf und Mittelstück artifiziell gequollen.

Fig. 83. Ein gequollener und gequetschter Spermienkopf mit sichtbaren »Skeletttfasern«.

Fig. 84—87. Ungefähr reife Spermien mit artifizieller Quellung der äußeren Hülle. Herm. Eisenh.

Fig. 88. Sperminm kurz vor beendigter Reifung. Herm. Eisenh.

Fig. 89. Reifes Sperminm, hinterer Teil des Schwanzes nicht mitgenommen. Herm. Eisenh.

Fig. 90. Reifer Spermienkopf mit ungewöhnlich schlankem Vorderteil; Centriolen sichtbar. Herm. Eisenh.

Fig. 91. Reifer Kopf mit etwas abweichender Form des Spitzenstückes. Herm. Eisenh.

Fig. 92. Atypisch gebautes Zwergsperminm mit zwei getrennten Schwänzen. Herm. Eisenh.

Fig. 93. Unreifer Spermienkopf mit ungewöhnlich starker Aushöhlung der hinteren Fläche. Herm. Eisenh.

Fig. 94. Doppelsperminm mit völlig oder fast getrennten Köpfen; nicht ganz reif. Herm. Eisenh.

Tafel V.

Myxine glutinosa.

Fig. 95—107 mit Oc. 8, Fig. 108 mit Oc. 12 entworfen.

Fig. 95—106 aus Schnittpräparaten nach Fixierung mit Zenkers Flüssigkeit, Färbung mit Methylenblau und Eosin.

Fig. 95. Spermatocyte aus der Konjugationsperiode; Austreten chromatoider (rotgefärbter) Substanz aus dem Kerne.

Fig. 96. Erste Reifungsteilung, Metaphase; Teilung des chromatoiden Körpers.

Fig. 97—99. Ausgewachsene Spermatiden; Einwanderung des chromatoiden Körpers in den Kern.

Fig. 100—105. Fortschreitende Entwicklungsstadien der Spermien; Verteilung des chromatoiden Körpers innerhalb der Kerne und Kondensation derselben.

Fig. 106. Umgebildeter Cytoplasmakörper.

Fig. 107. Reifes Sperminm aus einem mit Hämatoxylin und Eosin gefärbten Formalin-Zupfpräparate.

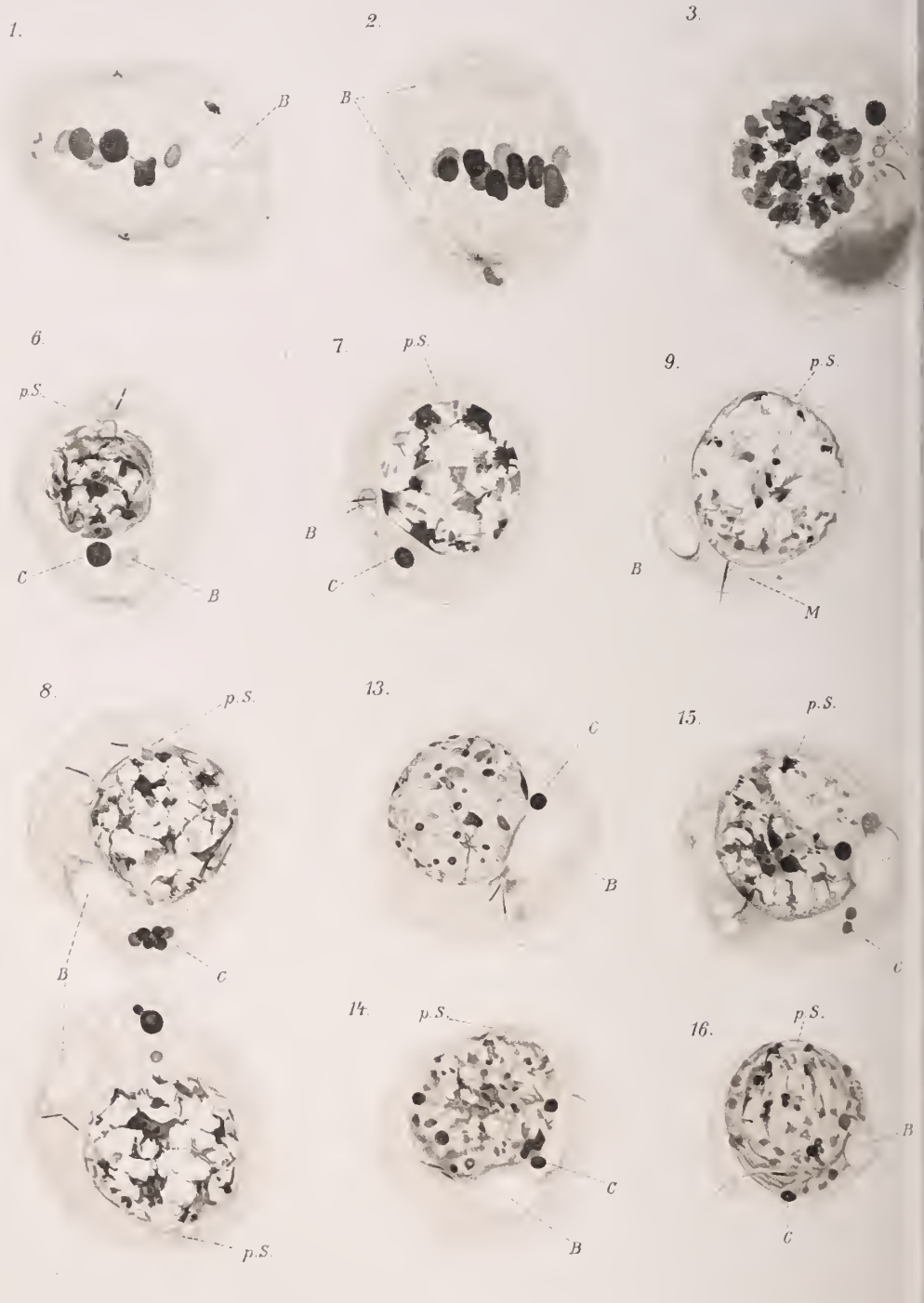
Fig. 108. Pol einer Spermatocyte aus der Konjugationsperiode. In der Mitte die beiden Centriolen mit wohl entwickelten Knospen, von hellem Centroplasma umgeben; außerhalb dieses die eigentliche Sphäre mit Sphärenballen und zwei jungen Sphäreubläschen. Außerhalb der Sphäre, durch eine konzentrische helle Cytoplasmaschicht von ihr getrennt, der Mitochondrienkörper, der einen von dem der Sphäre und ihrer Derivate verschiedenen Farbenton hat. Flemming nach Benda. Eisenh. Orange.

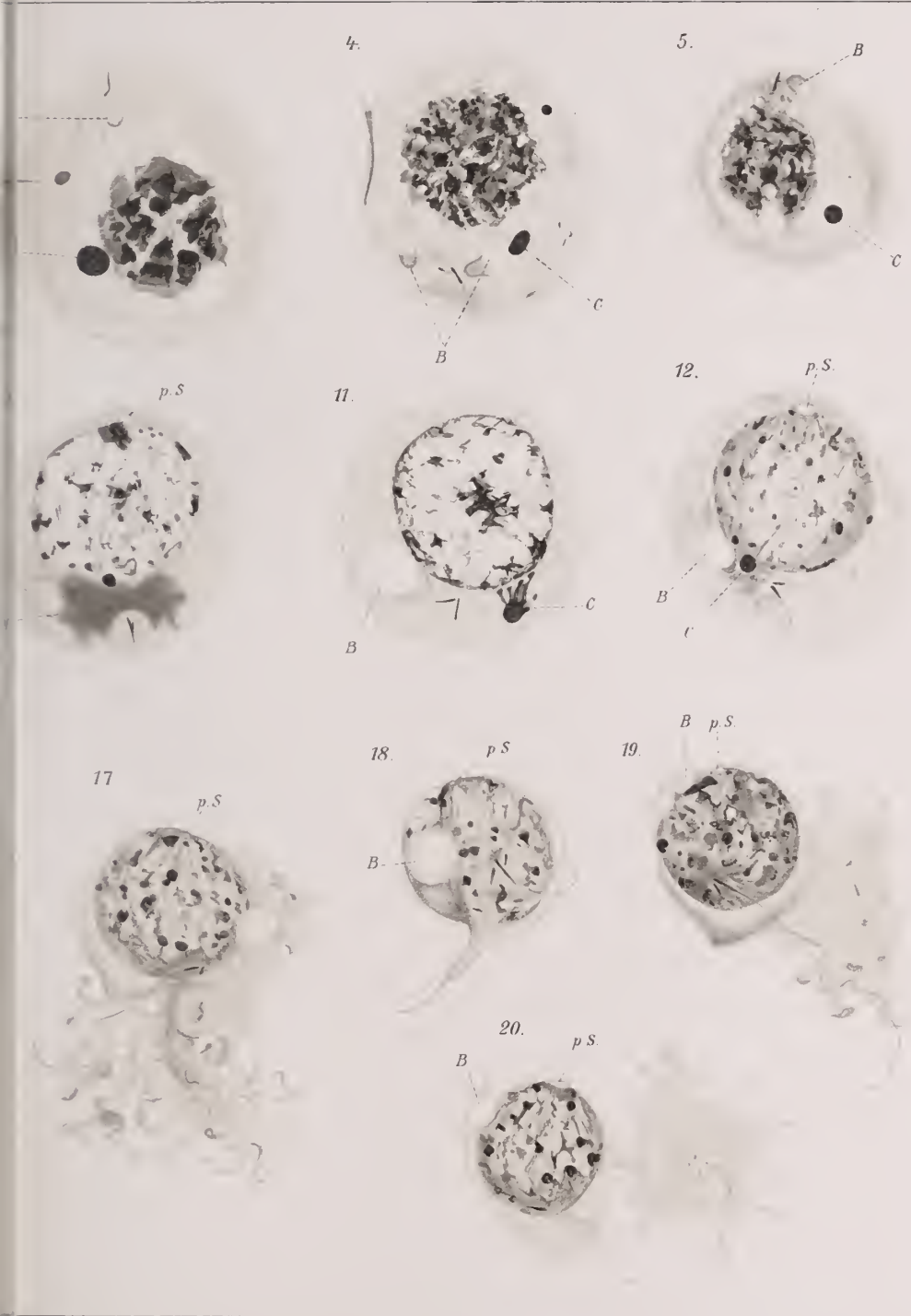
Tafel VI.

Bdellostoma burgeri.

Fig. 109—131 mit Oc. 12, 132—135 mit Oc. 6 entworfen.

Fig. 109—126 und 132—135 nach Zupfpräparaten, die mit Hämatoxylin und Eosin gefärbt waren; Fig. 125—131 nach Schnittpräparaten, die mit Eisenhämatoxylin und Eosin gefärbt waren.

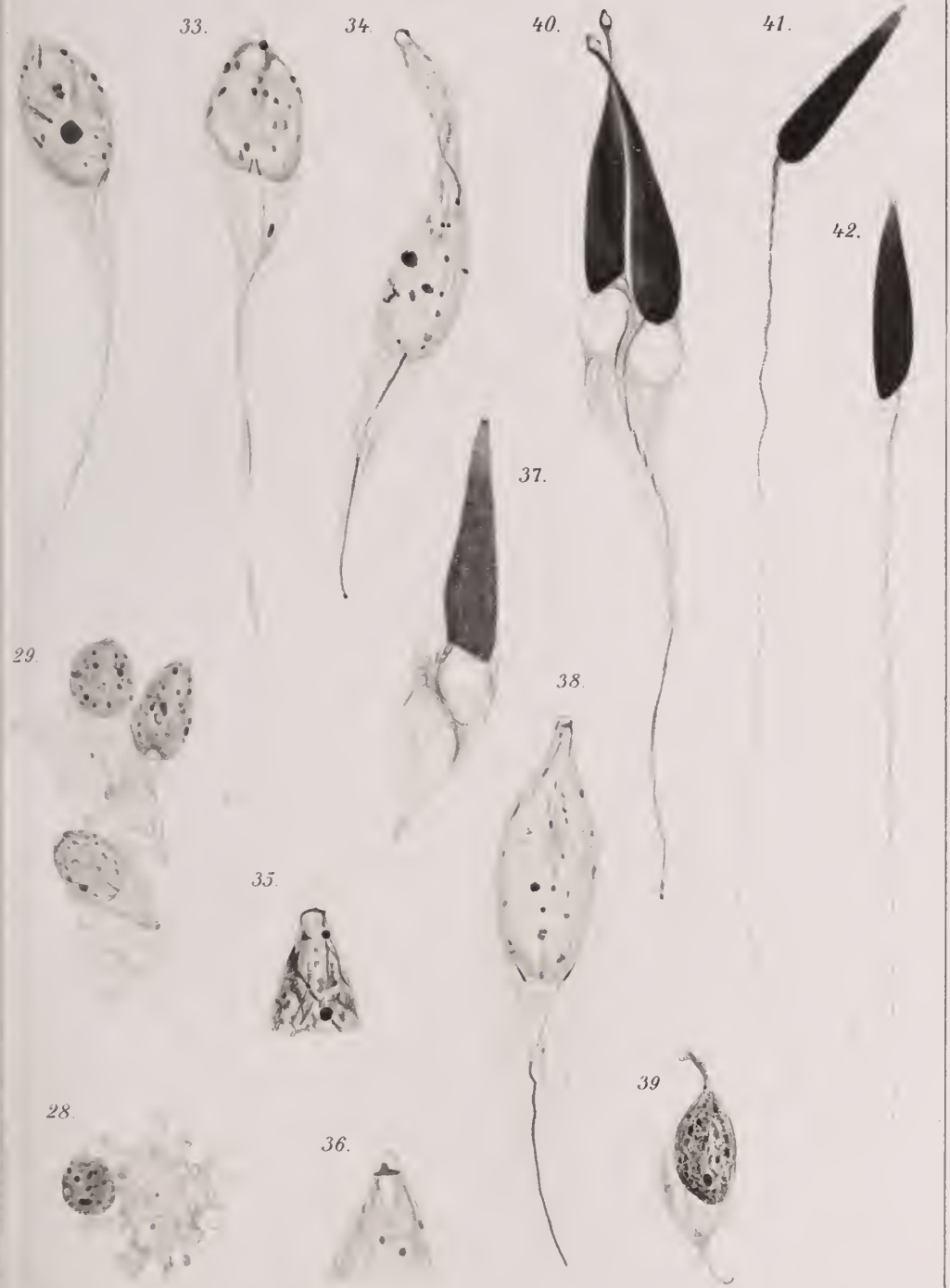

1.
B
2.
B
3.
6.
p.S.
C
B
7.
p.S.
B
C
9.
p.S.
B
M
8.
p.S.
B
C
p.S.
13.
C
B
15.
p.S.
C
14.
p.S.
C
B
16.
p.S.
B
C



mann in Leipzig

Lith. Anst. v. Johannes Arndt, Jena.

21.
p.S.
B.
22.
B
p.S.
23
B
p.S.
26.
S
24.
Z.
p.S.
25.
S
31.
30.
27.
S
a
c
d
b
f
e



gebmann [illegible]

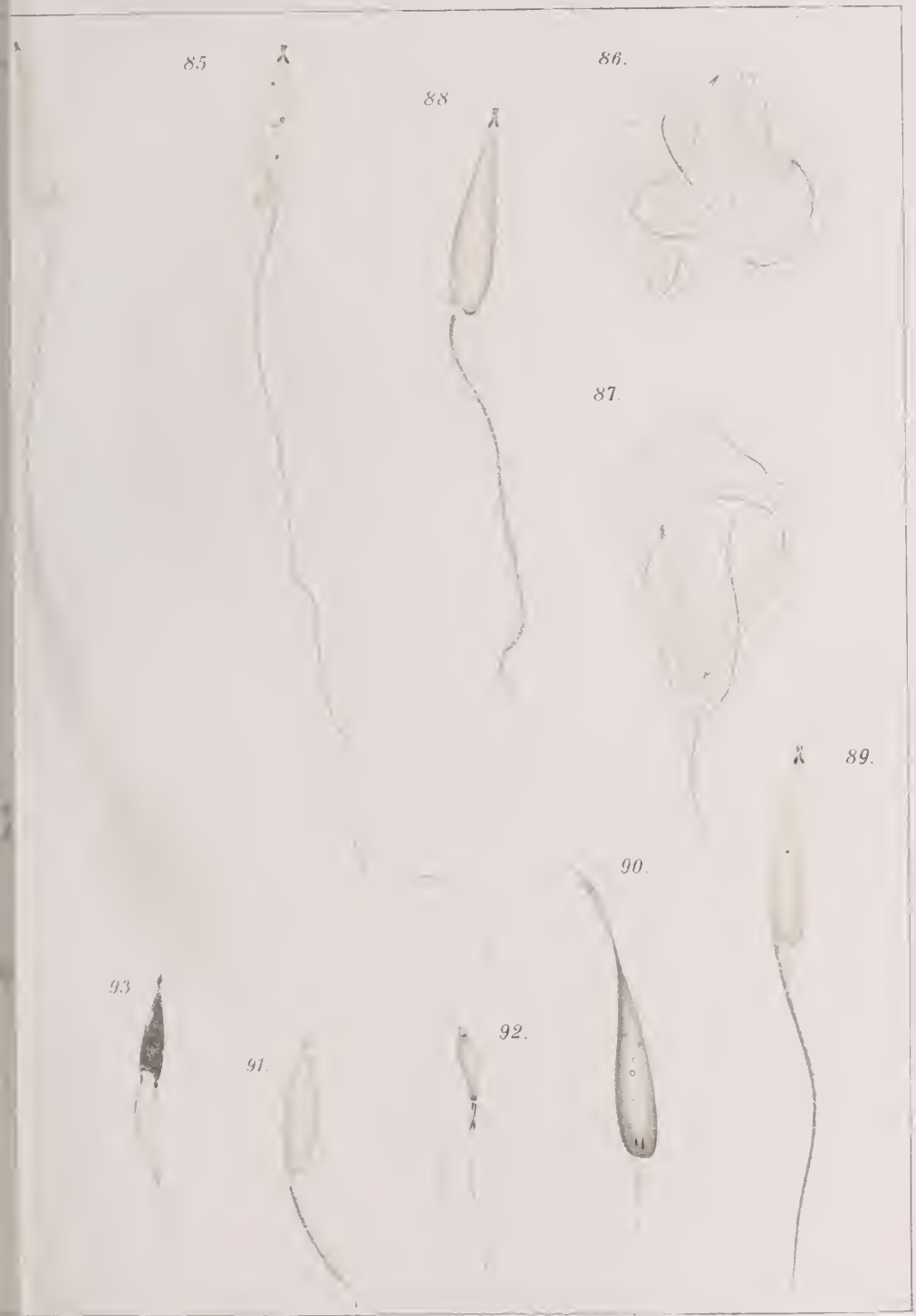
Lith. Anst. v. Johannes Arndt, Jena.

43
44.
45.
46
47.
48
56.
57.
58
59
60.
61.
62
63.
67.
68.
75
74
76

Engelmann in Leipzig

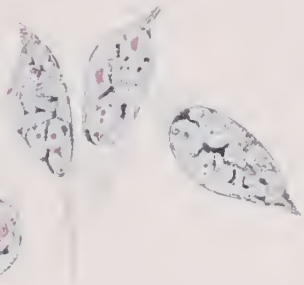
Lith. Anst. v. Th. Arndt, Jena.

77
80
82
81.
78
79
94
83.


85.
86.
88.
87.
89.
90.
93.
92.
91.

97. 98. 99 100.

95. 101. 102.



96.

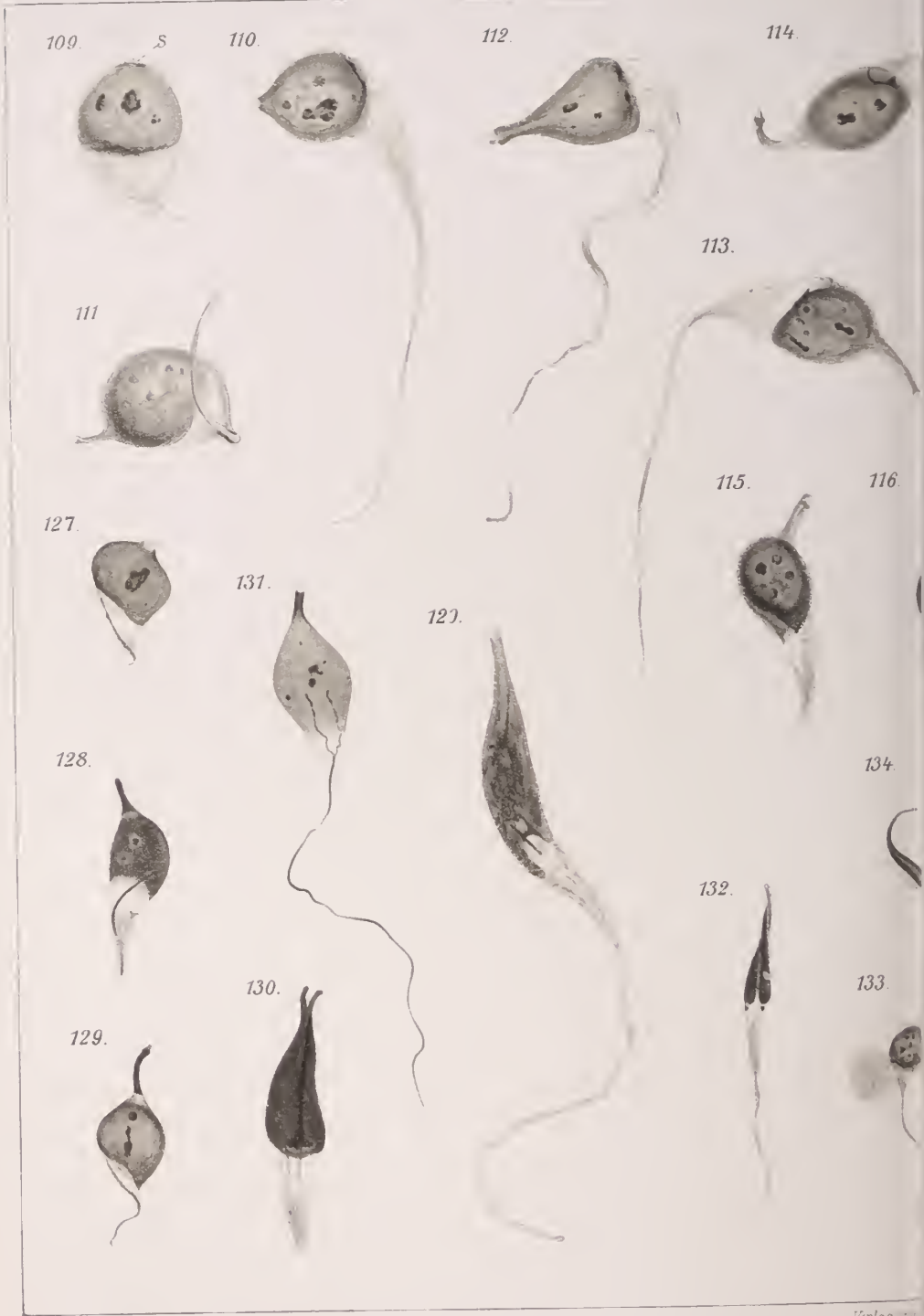
103. 104. 105.

106

107.

108.

Verlag von Wilhelm Engelmann in Leipzig



Schreiner del.

Verlag von

mann in Leipzig
Lith. Anst. v. Johannes Arndt, Jena.

Fig. 109—126. Typische Spermienreifuug.

Fig. 121. Ein leicht gequollener, spiralgewundener Kopf.

Fig. 124. Reifes Spermium.

Fig. 125. Reifer Spermienkopf, von der rechten Seite gesehen.

Fig. 126. Reifer Spermienkopf, vom Rücken gesehen, beide Centriolen sichtbar.

Fig. 130. Doppelspermium mit doppeltem Vorderteil des Kopfes und zwei getrennten Achsenfäden.

Fig. 131. Doppelspermium mit zwei Centriolenpaaren und zwei getrennten Achsenfäden, die distalwärts zusammenlaufen.

Fig. 132. Doppelspermium mit fast oder völlig getrennten, umeinander gewundenen Köpfen und einfachem Schwanze.

Fig. 133. Junges Spermium in nachträglicher Cytoplasmaabwerfung.

Fig. 134. Umgebogenes, fast reifes Spermium.

Fig. 135 *a*. Spermatide, in der die Cytoplasmaabwerfung und das Längenwachstum des Kernes nicht eingetreten ist. Kern in Degeneration, Cytoplasmakörper auf gewöhnliche Weise in die Länge gewachsen.

b. Reifes Spermium, das mit seinem Schwanze noch mit dem zugehörigen Cytoplasmakörper zusammenhängt.

c. Reifes, scheinbar normales Spermium, noch innerhalb des Cytoplasmakörpers gelegen.

d. Abgeworfene Cytoplasmakörper, die aus Follikeln mit reifen Spermien stammen.

Über das Verhalten des Chromatins bei der Eireifung und Befruchtung des Dicrocoelium lanceatum Stil. et Hass. (Distomum lanceolatum).

Von

Richard Goldschmidt

(München).

Mit Tafel VII.

Vor wenigen Jahren vermochte ich zum ersten Male eine lückenlose Darstellung der Eireifungs- und Befruchtungsvorgänge eines Trematoden, des seltsamen *Zoogonus mirus* Looss zu geben. Die Untersuchung ergab dabei das Vorhandensein eines überaus merkwürdigen und einfachen Reduktionsmodus, an dessen wirklichem Vorhandensein nicht zu zweifeln ist[1]). In der neueren Literatur über das Reduktionsproblem herrscht nun die ausgesprochene Tendenz, ein Reduktionsschema aufzustellen, das für alle Objekte in gleicher Weise gültig sein soll. Besonders bemühen sich nach dieser Richtung hin die Glieder der Löwener Schule [Literatur s. bei Grégoire (1905) sowie A. u. K. E. Schreiner (1906)]. Selbstverständlich müssen diese Forscher dann auch sich bemühen, andersartigen Bildern eine entsprechende Deutung zu geben oder sie als nicht genügend überzeugend zu betrachten (Schleip 1907). Dem gegenüber möchte ich bemerken, daß das nicht wegzuleugnende Vorhandensein der nicht reduzierten Chromosomenzahl in der ersten Reifeteilung des *Zoogonus* schon allein genügte, um den von mir beschriebenen Reduktionsmodus zu beweisen, auch wenn nicht die lückenlose Folge der weiteren Stadien vorläge, was aber der Fall ist. Vielleicht war es ein Fehler von mir, daß ich zu wenig Abbildungen gab. Aber wird etwas durch

[1]) Fick ist bei seiner soeben erschienenen kritischen Besprechung der mit dem Reduktionsproblem zusammenhängenden Fragen diese Arbeit völlig entgangen.

zahlreiche Bilder derselben Dinge beweiskräftiger als durch die Feststellung, daß die Bilder stets die gleichen sind? Ich habe aber auch des öfteren, insbesondere auch in meinen Referaten im Zoologischen Zentralblatt, betont, daß mir nicht erfindlich ist, warum die Natur durchaus immer nur auf einem Weg ein gegebenes Ziel erreichen soll, ein Standpunkt, zu dem sich auch Gross (1906) kürzlich bekannte. Ich hatte nun aus früheren, aber lückenhaften Untersuchungen an *Polystomum* (Goldschmidt 1902) schließen zu können geglaubt, daß auch dort derselbe »Primärmodus« der Reduktion vorläge wie bei *Zoogonus* und daraus geschlossen, daß vielleicht alle Trematoden sich hierin wie in noch andern Details der Zellvorgänge gleichartig verhielten. Ich benutzte deshalb die günstige Gelegenheit, reichlich geeignete Stadien von *Distomum lanceolatum* zu finden, um die betreffenden Vorgänge bei diesem Wurm zu untersuchen; wie aber gleich vorausgeschickt sei, bestätigte sich meine Hoffnung nicht, vielmehr ergab sich hier ein nach einem andern Typus verlaufender Vorgang, wenn auch sonst die Details z. B. in Bezug auf das Verhalten des Spermatozoons mit andern Trematoden übereinstimmen.

Trotz der geringen Größe der Zellelemente kann *Distomum lanceolatum* nicht als ungünstiges Objekt bezeichnet werden. Insbesondere, wenn man bereits mit den Verhältnissen andrer Trematoden vertraut ist, bietet es sogar viele Vorzüge. Die chromatischen Elemente sind stets im Verhältnis zum Zelleib sehr groß, die Chromosomenzahl nicht allzu hoch. Ein Hauptvorzug ist wie bei *Zoogonus* die Möglichkeit, die Gesamtuntersuchung an Totalpräparaten auszuführen, da die kleinen, jeder Vergrößerung zugänglichen Eier bis zum Beginn der Furchung vollständig durchsichtig sind. Sodann steht jedes Stadium in beliebiger Menge zur Verfügung, da, wenn überhaupt ein Wurm reifende Eier enthält, im Uterus immer viele Dutzende von Eiern gleichen Stadiums beieinanderliegen. Durch einfaches Zerzupfen des gefärbten Objektes erhält man so aus wenigen Würmern das gesamte Untersuchungsmaterial. Ebenso lassen sich auch die Ovarialeier durch Zertrümmern leicht isolieren und in beliebigen Mengen studieren. Wie so oft, so sind auch hier die einfachsten Methoden die am besten zum Ziel führenden. Ungünstig ist dagegen das Objekt für die achromatischen Strukturen wegen seines weichen flüssigkeitsreichen Plasmas, weshalb sich meine Untersuchung auch ausschließlich auf das Chromatin beschränkt. Ich gebe der Beschreibung nur Abbildungen der wichtigsten Stadien bei und diese nur in Einzahl, um nicht von andern Objekten so oft Abgebildetes

immer zu wiederholen. Ich hoffe, daß nach obigem mir jedermann glauben wird, daß ich alle Stadien vielmals gesehen habe.

Die Literatur über das Verhalten des Chromatins in den Geschlechtszellen ist in letzter Zeit so oft zusammengestellt worden, daß ich mir ein näheres Eingehen sparen kann.[1] Was die Literatur über die zellulären Vorgänge speziell bei Trematoden anbetrifft, so habe ich sie in meiner Zoogonusarbeit genügend besprochen. Seitdem sind nur zwei Untersuchungen erschienen, die gleichzeitige Arbeit von Schubmann (1905) und die von Henneguy (1906), beide über *Fasciola hepatica*. Ersterer vermochte gerade über die uns hier interessierenden Probleme wegen der Ungunst des Objekts keinerlei Resultate zu erzielen, und Henneguy war in dieser Beziehung nicht glücklicher.

Wenn ich nunmehr zur Schilderung meiner Resultate an *D. lanceolatum* übergehe, so sei zunächst

1. Die Entwicklung der Eizelle innerhalb des Ovariums

besprochen, da ja bei dem augenblicklichen Stand des Reduktionsproblems die Interpretation der Vorgänge im jungen Ovocytenkern von ausschlaggebender Bedeutung ist.

Die jungen Ovogonien zeichnen sich bereits durch im Verhältnis zum geringen Plasma große Kerne aus und vermehren sich, wie auch bei andern Objekten, durch Teilungen, deren Zahl aber bei einer nicht in Zonen differenzierten Keimdrüse nicht festzustellen ist. Die Mitose wird eingeleitet durch ein typisches Spiremstadium, das einen aus einem sehr dicken Faden bestehenden Knäuel im Kern zeigt (Fig. 1). In der Äquatorialplatte der Mitose zählt man dann deutlich 20 bereits längsgespaltene Chromatinelemente. Es sind gedrungene, leicht gebogene Stäbchen von recht verschiedener Größe. Eine paarweise Zusammengehörigkeit konnte aber nicht nachgewiesen werden; ein oder zwei Chromosomen zeichnen sich stets durch bedeutendere Größe aus. Figur 2 zeigt ein derartiges Stadium vom Pol aus gesehen. Es folgt nach der Teilung ein Ruhekern, und die junge Eizelle tritt nunmehr in das Synapsisstadium, wenn wir damit, wie auch andre Autoren es tun, die ganze Reihe der Veränderungen im Kern bis zum Ruhekern des Wachstumsstadiums bezeichnen.

Die Reihenfolge der Stadien ist in dieser Zeit genau die gleiche, wie sie von Winiwarter zuerst eingehend analysierte und wie sie

[1] Anm. bei d. Korr. Soeben wieder von V. Häcker in Spengels Ergebn. u. Fortschr. d. Zool. H. 1.

seitdem oft beschrieben wurde; ich befolge deshalb auch seine Nomenklatur. In den Details der Schilderung kann ich mich dabei kurz fassen, da die Stadien, abgesehen von unwesentlichen Abweichungen, die das verschiedene Objekt bedingt, auf das genaueste mit dem übereinstimmen, was kürzlich Popoff (1907) für *Paludina* beschrieb und abbildete.

Aus dem Kerngerüst des Ovogonienruhekerns geht allmählich das Leptotaenstadium hervor, indem sich die Maschen des Kerngerüstes in dünne Fäden umbilden, die immer deutlicher nach einer Stelle des Kerns konvergieren. Figur 3 zeigt einen Kern im Moment der Ausbildung des leptotaenen Knäuels, für die Zwischenstadien kann ich auf Popoffs Figg. 12—21 Taf. IV hinweisen, die sich kaum von den Bildern bei meinem Objekt unterscheiden. Ist im Kern der dünne Faden mit seinen wirr durcheinanderlaufenden Schlingen fertig ausgebildet, so ist die bekannte Zusammenballung an einem Pole des Kerns zu beobachten, die das Synapsisstadium im engeren Sinn darstellt. Innerhalb des dichten Synapsisknäuels kann man aber den einzelnen Faden noch deutlich erkennen, und — wie ja auch bei andern Objekten — lösen sich einige Fadenschlingen aus der dichten Masse heraus und durchziehen den Kern. Diese Fäden weisen die ebenfalls bekannte feine Körnung auf (Fig. 4). Damit sind wir zu dem Stadium gelangt, das für das Reduktionsproblem die entscheidende Bedeutung hat, denn die nun folgenden Veränderungen sind es ja, durch die die halbe Chromosomenzahl zur Ausbildung gelangt.

Der dichte Knäuel beginnt sich jetzt etwas aufzulockern, die einzelnen Fäden werden wieder deutlicher, ohne daß aber von einem bei den Autoren so beliebten parallelen Verlauf etwas zu bemerken ist. Dagegen sieht man bereits an einzelnen Fäden, die sich schon weiter aus dem Knäuel herausgearbeitet haben, einen sehr feinen, aber deutlichen Längsspalt (Fig. 5).[1] Auch dieser Vorgang stimmt genau mit dem von Popoff beobachteten überein. Es folgt nun die Verkürzung und Verdickung des Fadens, die zum Pachytaenstadium führt. Sie ist verbunden mit einem Deutlicherwerden des Längsspaltes, einer Segmentierung des Synapsisfadens in zehn Schleifen und deren Anordnung mit den offenen Schenkeln nach einem Pol (Fig. 6). Auch dies sind ja oft beschriebene Dinge, mit deren Schilderung wir uns nicht aufzuhalten brauchen; es sei nur hervorgehoben, daß von einem etwaigen Vorhandensein der Normalzahl dünner Fäden, auf die

[1] In der Abbildung gröber ausgefallen, als das Präparat es zeigt.

dann erst die reduzierte Zahl dicker Fäden folgt, nicht die Rede sein kann.

Indem sich die Fäden weiterhin verkürzen und verdicken, beginnen sich einzelne aus dem Verband der übrigen zu lösen und mit ihrem einen Ende frei in den Kernraum zu ragen. In Figur 7 ist dies bei vier Fäden eingetreten, während sechs noch bukettartig geordnet sind. In diesem Stadium erkennt man zum erstenmal, daß jeder längsgespaltene Faden in der Mitte durch eine achromatische Brücke unterbrochen ist, wie in Fig. 7*a* stärker vergrößert zu sehen ist. Genau das gleiche finden wir wieder bei Popoff abgebildet. Und diese Querunterbrechung bleibt erhalten, ja wird sogar noch viel deutlicher sichtbar, wenn die immer kompakter werdenden Fäden sich jetzt im Kernraum zerstreuen (Fig. 8). Es ist klar, daß wir diese längs- und quergeteilten Fäden jetzt mit gutem Recht als Tetraden bezeichnen dürfen, die wir schließlich (Fig. 9) im ganzen Kern zerstreut und vorwiegend gestreckt verlaufend vorfinden.

Es folgt nun nicht wie bei den meisten Objekten ein Diplotaenstadium und der Übergang zum Ruhekern, sondern es fährt erst die Konzentration der Tetraden noch weiter fort. In Fig. 10 finden wir sie schon stark verkürzt, der Längsspalt ist noch deutlich, der Querspalt aber kaum noch bei einzelnen angedeutet, und in Fig. 11 sehen wir sie schließlich zu ganz kurzen Elementen zusammengeschrumpft, in denen der Längsspalt gerade noch zu sehen ist. Erst jetzt dehnen sie sich wieder aus zu langen Fäden, die auffallend körnig erscheinen und durch Brücken miteinander verbunden sind (Fig. 12). Die Körnchen deuten noch durch Anordnung in zwei Reihen den Längsspalt schwach an (Fig. 13), und schließlich bildet sich in bekannter Weise das Netz des Ruhekerns aus. Da die Eizelle selbst ja keinen Dotter bildet, so kann von einer jetzt folgenden Wachstumszone auch kaum die Rede sein.

2. Die Reifeteilungen und die Befruchtung.

Die in den Uterus übertretende Eizelle umgibt sich mit Dotterzellen und wird, nachdem sich ihr ein Spermatozoon angehängt hat, von der Eischale umgeben. Der Vorgang bietet gegenüber andern Trematoden nichts Besonderes, weshalb auf Henneguys eingehende Darstellung verwiesen sei. Die Zahl der beigegebenen Dotterzellen beträgt meistens vier, häufig auch fünf, seltener drei. Ein solches frisch gebildetes Ei zeigt Fig. 14. Der große Kern enthält ein ziem-

lich gleichmäßiges Kernnetz mit in den Knotenpunkten eingelagerten Chromatinkörnchen. Im Plasma, dicht der Kernmembran angeschmiegt, liegt das Spermatozoon in Spiraltouren aufgerollt und vollständig intakt mit Kopf und Schwanz. Ferner liegt in der Nähe des Kerns, dem Plasma eingelagert, ein stärker färbbarer ovaler Körper, der Dotterkern. Er scheint hier keine große Rolle zu spielen, weshalb ich auch seine Bildung nicht weiter verfolgt habe. Sie dürfte sich aber wohl nicht von der bei *Zoogonus* unterscheiden. Außerdem findet sich stets im Plasma ein helles, dunkler umsäumtes Bläschen, die Sphäre. Sie sei hier bloß registriert, da ich ihr weiteres Schicksal nicht verfolgen konnte.

Die ersten Veränderungen, die sich im Kern verfolgen lassen, bestehen in einem Zusammenfließen der chromatischen Körnchen zu Klumpen, und zwar lassen sich von Anfang an zehn solche zählen. Fig. 15 zeigt sie zu einer Zeit, in der noch das achromatische Kernnetz erhalten ist. Die einzelnen Klumpen sind unregelmäßig geformt und stets von verschiedener Größe. Immer sticht einer durch besondere Größe hervor. Sie sind nicht vollständig homogen, sondern lassen im Innern eine fein vakuolisierte Struktur erkennen. Gleichzeitig wird im Plasma der Schwanz des Spermatozoons aufgelöst, und nur einige blasse Körnchen deuten seine frühere Stelle an. Der Spermakopf lockert dagegen sein Gefüge auf und schwillt zu einem charakteristischen kommaförmigen Gebilde an, das sich der Kernmembran dicht anschmiegt und sie zu etwa einem Drittel umgreift.

Fig. 16 zeigt ein ein wenig fortgeschrittenes Stadium. Im Kern ist vom achromatischen Gerüst nichts mehr nachzuweisen, und die zehn Chromatinklumpen zeigen annähernd Kugelgestalt und erscheinen völlig homogen. In Fig. 17 sehen wir sie aber bereits wieder unregelmäßig geformt werden, sie haben ein sichtliches Bestreben, sich in die Länge zu strecken, und einzelne haben bereits die Formen von Stäbchen. Indem dieser Prozeß fortschreitet, alle Klumpen sich in Stäbchen umwandeln und in diesen plötzlich ein Längsspalt auftritt, wird das Stadium von Fig. 18 erreicht. Der Kern enthält jetzt, da ja die normale Chromosomenzahl 20 beträgt, zehn bivalente Chromatinelemente, deren Zusammensetzung aber noch nicht nachzuweisen ist. Dies wird aber alsbald möglich. Denn während sich die Kernmembran auflöst, tritt in jedem Element ein deutlicher Querspalt auf, so daß wir in der sich bildenden Äquatorialplatte nunmehr zehn echte Tetraden haben (20, 20*a*). Nach der obigen Schilderung der Vorgänge nach der Synapsis kann über deren Zusammensetzung gar kein

Zweifel herrschen. Der Längsspalt entspricht dem Spalt, der frühzeitig nach dem Leptotänstadium aufgetreten war, die Querkerbe dem Querspalt, der durch die achromatische Verbindungsbrücke markiert war. Die Zusammensetzung der Tetraden ist also $\frac{a \mid a}{b \mid b}$. Sehr häufig kann man übrigens in diesem Stadium beobachten, daß eine Verklumpung der einzelnen Tetraden zu einer hufeisenförmigen Masse eintritt, wie in Fig. 19 dargestellt ist. Der Spermakern hat weiter keine Veränderung erfahren, als daß er sich mehr verkürzt hat und nun irgendwo im Plasma in der Nähe der ersten Richtungsspindel liegt, die wie bei allen Trematoden die ganze Zelle durchzieht.

Fig. 21 zeigt die eben auseinanderweichenden Tochterplatten der ersten Richtungsspindel. In jeder finden sich zehn stabförmige und längsgespaltene Elemente, deren Form, Zusammensetzung und Größe mit Sicherheit den Schluß ziehen läßt, daß die erste Richtungsteilung nach dem Querspalt erfolgte und eine Reduktionsteilung ist. Die gleiche Form der Dyaden zeigt auch Fig. 22, ein Stadium direkt nach Ausstoßung des ersten Richtungskörpers (Rk_1). Es sind nur zwei Dyaden von der Seite sichtbar, die andern alle vom Pol. Die beiden Längshälften der Dyaden hängen nicht mehr so fest zusammen, zeigen einige Neigung zum Auseinanderweichen. Noch deutlicher ist dies beim Eintritt in die Äquatorialplatte der zweiten Richtungsspindel, die Fig. 23 zeigt. Bei zwei Dyaden haben sich hier bereits die Längshälften getrennt und sind im Auseinandergehen begriffen. Das erste Richtungskörperchen ist in beiden Figuren als chromatische kompakte Masse zu erkennen, die zwischen den Dotterzellen liegt, und ebenso wie bei *Zoogonus* gar kein Protoplasma um sich erkennen läßt.

Während dieser Vorgänge hat auch der Spermakern Veränderungen erfahren. In Fig. 22 sehen wir ihn sich auflockern und als eine birnförmige körnige Masse erscheinen. Und in Fig. 23 zerfällt er bereits in zehn kugelige Chromosomen. Also dasselbe Verhalten, wie ich es bereits von andern Trematoden geschildert und auch in seiner theoretischen Bedeutung gewürdigt habe.

Die zweite Reifeteilung verläuft, wie zu erwarten, nach dem Längsspalt der Dyaden. Es ist dies deutlich aus einem Vergleich der Figg. 22, 23 mit Fig. 24 zu ersehen, die die Eizelle nach eben vollendeter zweiter Reifeteilung zeigt. Der dem ersten dicht anliegende zweite Richtungskörper ist noch aus den dicht gedrängten stabförmigen Dyadenhälften zusammengesetzt, im Eiplasma liegen zehn Stäbchen zerstreut. Die zweite Reifeteilung ist also Äquationsteilung.

Nun beginnt die Rekonstruktion der Vorkerne, und zwar vollzieht sie sich in der für die Trematoden charakteristischen Weise, die ich zuerst für *Polystomum* als Karyomeritenbildung beschrieben habe. In Fig. 25 zeigen die einzelnen Chromosome eine unregelmäßige Form, bekommen zum Teil Verdickungen und Auswüchse, und in Fig. 26 sehen wir sie bereits in einzelne chromatische Kügelchen, die Karyomeriten, zerfallen. Gleichzeitig vollzieht sich derselbe Prozeß auch im Spermakern. Er war ja ebenfalls zu Chromosomen umgebildet, und diese zerfallen ebenso wie auch bei den andern untersuchten Trematoden in Karyomeriten. In Fig. 25 ist der Prozeß im Beginn begriffen, in 24 erscheinen die einzelnen Karyomeriten des Spermakerns schon durch feine achromatische Stränge verbunden — ein ebenfalls mit den Verhältnissen bei *Polystomum* sehr genau übereinstimmendes Bild —, und in 26 bildet sich bereits ein aus kleinen Karyomeritenbläschen zusammengesetzter Spermakern. In Fig. 27 endlich finden wir die beiden Vorkerne dicht beisammenliegend als polymorphe Bläschen, gefüllt mit einer Unmenge von Karyomeriten. Im selben Ei steht auch das erste Richtungskörperchen im Begriff sich zu teilen, ein Vorkommnis, welches aber nicht konstant ist. Die beiden Vorkerne gehen nun allmählich in Ruhekerne über, indem sich die Karyomeriten auf dem entstehenden Kernnetz verteilen, wie Fig. 28 zeigt. Der Spermakern kann dabei wesentlich kleiner sein als der Eikern. Schließlich sind zwei vollständige Ruhekerne von nicht gleicher Größe hergestellt (Fig. 29) mit einem regelmäßigen Kernreticulum mit eingestreuten chromatischen Körnchen. Die Richtungskörperkerne vakuolisieren sich um diese Zeit und zerfallen. Dies Stadium scheint ziemlich langen Bestand zu haben, denn man findet ganze Strecken des Uterus mit solchen Eiern gefüllt. Dann erfolgt erst die Ausbildung der ersten Furchungsspindel, wobei sich in jedem Vorkern die zehn Chromosomen bilden, und zwar — wie dies auch bei *Zoogonus* der Fall ist — im Spermakern durch direktes Zusammenfließen der Körnchen, im Eikern durch Vermittlung eines typischen Spirems.

Wie vorstehende Schilderung beweist, hat es sich entgegen meinen Erwartungen herausgestellt, daß die Chromatinreduktion bei *Distomum lanceolatum* in ganz andrer Weise verläuft als bei dem im System so nahestehenden *Zoogonus*. Der Vorgang wäre zu bezeichnen als Tetradentypus mit Präreduktion. Ich hatte früher vorgeschlagen, die verschiedenen Typen der Reduktion nach dem Zustandekommen der

Pseudoreduktion zu bezeichnen, und hatte unterschieden den Primärtypus, bei dem eine Pseudoreduktion fehlt, also die Normalzahl der Chromosomen in die erste Reifeteilung eingeht und eine Teilung einfach die Chromosomen in zwei Gruppen auseinander rücken läßt. Einwandfrei ist dieser Typus bisher nur zweimal aufgefunden worden (Goldschmidt 1905, Prandtl 1906), neuerdings gibt auch Munson (1906) eine derartige Beschreibung von *Papilio rutulus*, der ich aber selbst skeptisch gegenüberstehe.

Als zweiten Typus bezeichnete ich den Tetradentypus, bei dem echte Tetraden auftreten, d. h. doppelwertige Chromosomen, deren Einzelchromosome nur getrennt werden können, wenn eine Teilung nach dem Querspalt verläuft. Die klassischen Untersuchungen über Chromatinreduktion hatten vorwiegend mit einem derartigen Typus gerechnet, er ist aber neuerdings in Mißkredit gekommen, seit die Verbindung der Mendelschen Regeln mit dem Chromosomenverhältnissen den Wunsch hat aufkommen lassen, vor den Reifeteilungen einen Zusammenschluß homologer Chromosome zu finden. Die Schulbeispiele dieses Typus (*Cyclops* und *Ophryotrocha*) sind neuerdings angefochten worden von Lerat (1905), Grégoire und Deton (1906), A. u. K. E. Schreiner (1906,3), und wenn ich auch die Beweisführung dieser Forscher nicht als stichhaltig anerkennen kann, so scheiden jene Objekte doch bis zur definitiven Klärung aus. Immerhin bleiben noch genug Fälle aus neuester Zeit, die das wirkliche Vorkommen des Tetradentypus beweisen, so, wenn ich zunächst von Montgomery (1900—1906) absehe, die Untersuchungen von Popoff (1907), Wassilieff (1907), Blackman (1905), Zweiger (1906), denen sich nunmehr auch die vorstehenden Untersuchungen zugesellen. Als besondere Spezialfälle dieses Typus könnten die Symmixisvorgänge gelten, wie sie Häcker (1904), Marcus (1906), Gross (1906) beschrieben. Die Existenz jener beiden Reduktionstypen halte ich also für bewiesen.

Als dritten Typus hatte ich den Konjugationstypus aufgestellt, dessen Charakteristikum es wäre, daß vor den Reifeteilungen die Reduktion der Chromosomenzahl so zustande kommt, daß je zwei Chromosomen sich aufsuchen und der Länge nach aneinanderlegen, miteinander konjugieren. Die beiden Reifeteilungen müssen dann wie normale Mitosen verlaufen, in einer Teilung werden aber doch ganze Chromosomen getrennt. Dieser Typus erfreut sich augenblicklich im Zeichen Mendels besonderer Gunst, und ganze Schulen sind bemüht, seine Alleinexistenz zu beweisen (s. vor allem Janssens 1901, 1905 und Schreiner 1906, 1907). Und doch, wenn wir diese An-

gaben frei von theoretischen Postulaten unter die Lupe nehmen, so erscheint ein gut Teil Skeptizismus berechtigt. Meves (1907) hat kürzlich gerade diesen Punkt diskutiert und ist zum Schluß gelangt, daß immer, wo eine parallele Copulation der Chromosome beschrieben wurde, die so gedeuteten Bilder durch frühzeitige Längsspaltung der Chromosome zustande kommen. Wenn ich selbst auch nicht auf so ganz ablehnendem Standpunkt der Chromosomenkonjugation gegenüberstehe wie Meves, vielmehr die Möglichkeit ihres Vorhandenseins zugebe, so muß ich doch in der Deutung der bisher vorliegenden Befunde mich ganz mit jenem einverstanden erklären. Auch ich glaube — und das gleiche hat kürzlich Fick in besonders scharfer Weise ausgesprochen —, daß alle bisherigen Angaben über Konjugation sich auf eine frühzeitige Längsspaltung des Chromatins beziehen und daß keine Angabe vorliegt, die man nicht mit ebenso viel Berechtigung in dieser Weise deuten könnte. Ich weise auch auf die diesbezüglichen Bemerkungen von Popoff (1907) hin.

Als Konjugation wird nun vielfach auch ein Prozeß bezeichnet, den Montgomery (1900) zuerst für *Peripatus* beschrieb und den er im Gegensatz zur parallelen Konjugation als conjugation end to end bezeichnet. Eine Betrachtung seiner Abbildungen, besonders der neueren über Hemipteren, zeigt, daß die Bilder im großen ganzen dieselben zu sein scheinen wie die oben für *Distomum* unter dem Begriff des Tetradentypus geschilderten. Ein Unterschied läge darin, daß Montgomery die Chromosomen sich paarweise zum Zweck der Verlötung aufsuchen läßt und daß sie dann vielfach an der Verlötungsstelle umknicken, so daß vier parallele Teile entstehen, die durch doppelte Längsspaltung getrennt werden. Was letzteren Punkt anbetrifft, so stellte er ja nur eine verschleierte Tetradenteilung dar, und was die Konjugation betrifft, so scheinen mir auch hierfür die Bilder nicht beweisend zu sein, sondern nur zu zeigen, daß die reduzierten Chromosomen bivalent sind, indem an der durch die Unterbrechung des Chromatins gekennzeichneten Stelle ein Auseinanderbrechen nicht stattfand.

Damit kommen wir zur Deutung unsrer eigenen Befunde. Die Reduktion kam ja so zustande, daß nach der Synapsis der Chromatinfaden sich nur in die halbe Zahl von Segmenten zerlegte, während die andre Hälfte der Trennungslinien sich als achromatische Brücke dokumentierte. In der ersten Reifeteilung vollzog sich die Trennung in dieser Brücke, dem Querspalt. Von einer Konjugation homologer Chromosome kann man hier nicht reden, und ich muß Meves recht

geben, wenn er solchen Vorgängen gegenüber sich an die einfache Brauersche (1893) Auffassung der Chromatinreduktion anschließt. Es kann in solchen Fällen, d. h. in allen Fällen des Tetradentypus und der Konjugation end to end, wirklich von nichts andrem gesprochen werden als einer unvollkommenen Segmentierung des Spiremfadens. Eine andre Frage ist es, ob es, wie Meves meint, gänzlich gleichgültig ist, wie die bivalenten Elemente geviertelt werden, oder ob auf irgend eine Weise es erzielt werden muß, daß die Spalthälften ganzer Chromosome einmal verteilt werden und dies das Wesentliche des Reduktionsprozesses darstellt[1]). Ich neige vor der Hand noch zu letzterer Auffassung hin, insbesondere auch mit Hinblick auf den Primärmodus der Reduktion. In beiden Fällen aber bleibt die Notwendigkeit, die Vorgänge in der Synapsisperiode zu erklären. Denn wenn man auch die dichte Verklumpung des Chromatins, für die ursprünglich der Name geprägt wurde, für ein Kunstprodukt hält, so bleibt doch die Tatsache bestehen, daß hier Prozesse vorliegen, die vom Ruhekern über die verschiedensten Umformungen des Chromatins wieder zum Ruhekern führen, und diese Erscheinungen verlangen eine Erklärung. Da wir die Erklärung ablehnen, daß hier das Aufsuchen homologer Chromosome stattfindet, so bleiben, soweit ich sehen kann, nur zwei Wege übrig. Der eine wurde zuerst von R. Hertwig (1906, 1907) betreten und seine Gedanken dann weiter von Popoff (1907) und Wassilieff (1907) ausgeführt. Er sieht in den Vorgängen der Synapsis eine unterdrückte Teilung und bringt den ganzen Prozeß mit der Lehre von der Kernplasmarelation zusammen. Der andre Weg, der sich übrigens zum Teil mit ersterem vereinigen läßt, wurde von mir (1904) eingeschlagen und versucht, die Synapsis als das Stadium aufzufassen, in dem die Herausarbeitung der Vererbungssubstanzen geschieht, durch Trennung des Idiochromatins vom Trophochromatin. Da die vorliegende Untersuchung aber wegen der Kleinheit des Objekts sich nicht auf diese Punkte erstrecken konnte, so sei auch hier von einer weiteren Erörterung dieses Problemes abgesehen.

München, im Juni 1907.

---

[1]) Einen extrem skeptischen Standpunkt in dieser Frage nimmt Fick ein. So sehr ich in vielen Punkten seiner Kritik zustimme, kann ich mich seinen letzten Folgerungen doch noch nicht anschließen.

Zitierte Literatur.

Blackman, W. M. (1905), The Spermatogenesis of the Myriapods. Bull. Mus. Comp. Zool. Harvard Coll. V. 48.

Brauer, A. (1893), Zur Kenntnis der Spermatogenese von Ascaris megalocephala. Arch. mikr. An. V. 42.

Fick, R. (1906), Vererbungsfragen, Reduktions- und Chromosomenhypothesen, Bastardregeln. In: Ergebn. Anat. Entw. V. 16.

Goldschmidt, R. (1902), Untersuchungen über die Eireifung. Befruchtung und Zellteilung bei Polystomum integerrimum. Ztschr. wiss. Zool. V. 72.

—— (1904), Der Chromidialapparat lebhaft funktionierender Gewebszellen. Zool. Jahrb. (Anat.) V. 21.

—— (1905). Eireifung, Befruchtung und Embryonalentwicklung des Zoogonus mirus Lss. Zool. Jahrb. (Anat.) V. 21.

Grégoire, V. (1905), Les résultats acquis sur les cinèses de maturation dans les deux règnes (Ier mém.) La Cellule. v. 22.

Grégoire, V. u. Deton, W. (1906), Contribution à l'étude de la spermatogénèse dans l'Ophryotrocha puerilis. La Cellule. V. 23.

Gross, J. (1906), Die Spermatogenese von Pyrrhocoris apterus L. Zool. Jahrb. (Anat.) V. 23.

Häcker, V. (1904), Bastardierung und Geschlechtszellenbildung. Zool. Jahrb. (Anat.) Suppl. 7.

Henneguy, F. (1006), Recherches sur le mode de formation de l'oeuf ectolécithe du Distomum hepaticum. Arch. anat. micr. V. V.

Hertwig, R. (1906), Über d. Ursache d. Todes. Beil. Allgem. Ztg. 12 u. 13. Dez. 1906.

—— (1907), Über den Chromidialapparat und den Dualismus der Kernsubstanzen. Sitzber. Ges. Morph. Physiol. Müuchen.

Janssens, F. A. (1901), La spermatogénèse chez les Tritons. La Cellule. v. 19.

—— (1905), Evolution des auxocytes mâles du Batrachoseps attenuatus. La Cellule. V. 22.

Lerat, P. (1905), Les phénomènes de maturation dans l'ovogénèse et la spermatogénèse du Cyclops strenuus. La Cellule. V. 23.

Marcus, H. (1906). Ei- und Samenreife bei Ascaris canis (Werner) (Ascaris mystax). Arch. mikr. Anat. V. 68.

Montgomery, Th. H. (1900), The Spermatogeuesis of Peripatus (Peripatopsis) balfouri up to the Formation of the Spermatid. Zool. Jahrb. (Anat.) V. 14.

—— (1901), A study of the Chromosomes of the germ-cells of Metazoa. Trans. Amer. Philos. Soc. V. 20.

—— (1905), The spermatogenesis of Syrbula and Lycosa, with general considerations upon Chromosome reduction aud the heterochromosomes. Proc. Ac. Nat. Sc. Philadelphia.

—— 1906), Chromosomes in the Spermatogenesis of Hemiptera Heteroptera. In: Trans. Amer. Philos. Soc. V. 21.

Munson, J. P. (1906), Spermatogenesis of the butterfly Papilio rutulus. Proc. Boston Soc. Nat. Hist. V. 33.

Popoff, M. (1907), Eibildung bei Paludina vivipara und Chromidien bei Paludina und Helix. Arch. mikr. Anat. V. 70.

Prandtl, H. (1906), Die Konjugation von Didinium nasutum O. F. M. Arch. Protistenk. V. 7.

Schleip, W. 1907), Die Samenreifung bei den Planarien. Zool. Jahrb. (Anat.) V. 24.

Schreiner, A. u. K. E. (1906), Neue Studien über die Chromatinreifung der Geschlechtszellen I. Arch. Biol. V. 22.

—— Desgl. II. Ibidem.

—— Desgl. III. Anat. Anz. V. 29.

—— (1907), Desgl. IV. Vidensk. Selsk. Skr. Math-naturw. Kl.

Schubmann, W. 1905), Über die Eibildung und Embryonalentwicklung von Fasciola hepatica L. (Distomum hepaticum Ress.) Zool. Jahrb. (Anat.) V. 21.
Wassilieff, W. (1907), Die Spermatogenese von Blatta germanica. Arch. mikr. Anat. V. 70.
Winiwarter, H. von (1900), Recherches sur l'ovogenèse et l'organogenèse de l'ovaire des Mammifères (Lapin et Homme). Arch. Biol. V. 17.
Zweiger, H. (1906), Die Spermatogenese von Forficula auricularia L. In: Jenaische Ztschr. Naturw. V. 42.

Erklärung der Abbildungen Taf. 7.

Sämtliche Figuren beziehen sich auf *Distomum lanceolatum* und sind nach Boraxcarmintotalpräparaten gefertigt. Fig. 1—13 bei Zeiss Apochr. Imm. 2 mm Comp. Oc. 18, Fig. 14—29 bei Zeiss Apochr. Imm. 2 mm. Comp. Oc. 12.

Fig. 1. Ovogonienkern im Spiremstadium.

Fig. 2. Ovogonie. Äquatorialplatte einer Mitose mit 20 schon längsgespaltenen Chromosomen.

Fig. 3. Junger Ovocyteukern im Beginn der Differeuzierung der Synapsisfäden.

Fig. 4. Ovocytenkern in der dichten Synapsis.

Fig. 5. Ovocytenkern. Auflösung der Synapsis, Beginn der Längsspaltung des dünnen Fadeus.

Fig. 6. Ovocyteukern. Bukettstadium mit 10 längsgespaltenen Chromosomen. 6*a* ein Chromosom stärker vergrößert.

Fig. 7. Ovocytenkern. Beginnendes Pachytaenstadium, 4 Chromosomen haben sich aus dem Bukett losgelöst, zeigen außer dem Längsspalt eine achromatische Querunterbrechuug. Dieselbe stärker vergrößert in 7*a*.

Fig. 8. Ovocytenkern. Verteilung der Tetraden im Kern.

Fig. 9. Ovocytenkern. Streckung und weitere Verteilung der Tetraden.

Fig. 10, 11. Ovocytenkern; fortschreitende Konzentration der Tetradeu.

Fig. 12, 13. Ovocytenkern; Übergang zum Ruhestadium.

Fig. 14. Fertiges Ei vor Beginn der Reifeteilungen. Außer der Eizelle in der Schale 4 Dotterzellen Dz., dk. Dotterkern, sp. Spermatozoon, S. Sphäre.

Fig. 15. Die Eizelle allein. Beginn der Chromosomenausbildung und Verwandlung des Spermatozoons.

Fig. 16. Dasselbe. Das Kernnetz ist verschwunden.

Fig. 17. Dasselbe. Streckung der Chromatinklumpen.

Fig. 18. Dasselbe. Umbildung der Chromatinelemente in Doppelstäbchen.

Fig. 19. Dasselbe. 1. Richtungsspindel mit hufeisenförmig verklumpten Chromosomen.

Fig. 20. Dasselbe. 1. Richtungsspindel mit 10 Tetraden. 20*a* eine Tetrade stärker vergrößert.

Fig. 21. Dasselbe. Auseinanderweichen der Tochterplatten der 1. Richtungsspindel mit 10 Dyaden.

Fig. 22. Animale Hälfte des Eies mit Ovocyte 2. Ordn. vor der Bildung der 2. Richtungsspindel. Spermakern bildet Karyomeriten. Rk_1. 1. Richtungskörperchen.

Fig. 23. Dass. 2. Richtungsspindel. Spermakern in zehn Chromosome zerfallen.

Fig. 24. Dass. Reife Eizelle gleich nach Bildung des 2. Richtungskörpers.

Fig. 25. Dasselbe etwas später.

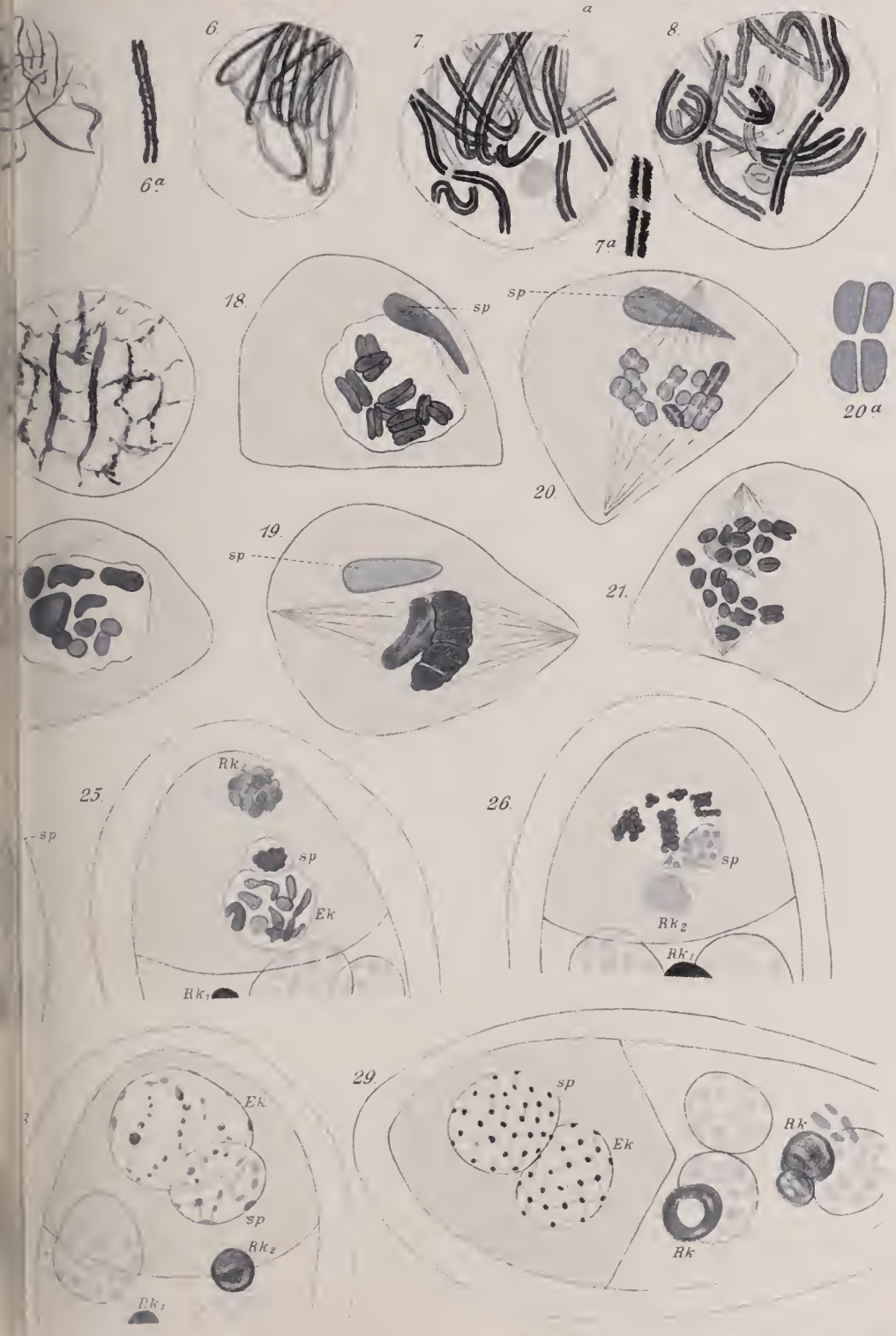
Fig. 26. Dasselbe. Karyomeritenbildung in Ei- und Spermakern. Rk_2. liegt unter der Eizelle.

Fig. 27. Dasselbe. Rekonstitution von Ei- und Spermakern (Ek. u. sp.) Teilung des 1. Richtungskörpers.

Fig. 28. Dasselbe etwas später.

Fig. 29. Dasselbe. Fertige ruhende Vorkerne, Zerfall der Richtungskörper.

1.
2
3.
4.
9.
10.
11
12.
14.
dk
S
sp
Schale
DZ
15.
sp
16.
23.
sp
Rk 1
24.
Rk 1
22.
sp
Rk 1
27.
Rk
Rk 2
Ek


6.
6a
7.
a
7a
8.
18.
sp
19.
sp
20.
sp
20a
21.
25.
Rk2
sp
Ek
Rk1
sp
26.
sp
Rk2
Rk1
29.
Ek
sp
Ek
sp
Rk2
Rk1
sp
Ek
Rk
Rk

Experimentelle Zellstudien.

Von

Dr. **Methodi Popoff,**

Assistent am Zoologischen Institut der Universität München.

Mit 18 Textfiguren, 12 Kurven und zahlreichen Tabellen.

Inhalt.

I. Teil.

Seite

Einleitung 246

Untersuchungsmaterial: *Frontonia leucas*, *Stylonychia mytilus*, *Dileptus gigas* 249

Methode des Experimentierens mit *Frontonia leucas* 250

I. Experimente und Messungen an *Frontonia leucas* bei einer Temperatur von 25° C 258

Wachstum des Plasmas, Wachstum des Kernes, Moment der Kernplasmaspannung, Teilungskurven, Auffassung 276

II. Untersuchungen über die Teilung von *Frontonia leucas* bei einer Temperatur von 14° C und die daraus sich ergebenden Schlußfolgerungen. Verlauf der Wachstumskurven für das Plasma und den Kern. Vergleich mit denjenigen in der Wärme. Verlangsamung der Lebensvorgänge in der Kälte 292

III. Ist eine »Nachwirkung« der Temperatur bei der Teilung der Zelle vorhanden?

a. Experimente an *Dileptus gigas* 306

b. Experimente und Messungen an *Stylonychia mytilus* 311

IV. Die Kernplasmaspannung als erregendes Moment der Zellteilung: Experimente an *Frontonia leucas* 328

V. Abhängigkeit der Lebenserscheinungen der Zelle von chemisch-physikalischen Vorgängen 341

VI. Abhängigkeit der Größe der Metazoenindividuen von der Zellgröße, sowie die daraus sich ergebenden Schlußfolgerungen 344

II. Teil.

Seite
Über die Natur der Geschlechtszellen 352
1. Die Geschlechtszelle als Teil eines Organismus. Histologische Spezialisierung. Lebenslauf einer Generation von Geschlechtszellen. Depressionsperioden 354
2. Die Umänderungen in der Wachstumsperiode der Geschlechtszellen als Folge ihrer früheren Entwicklung: Die Synapsis. Die erste unterdrückte Teilung. Das Bukettstadium. Chromidienbildung. Ursache derselben. Strahlungserscheinungen in den Geschlechtszellen, Centrophormienlehre Ballowitzs. Strahlende Kerne. Diploteu- und Dictyenstadium. Die zweite unterdrückte Teilung 359
3. Die Dotterbildung der Geschlechtszellen als Ausdruck niederer organischer Synthesen. Zusammenfassender Überblick: Protozoenzelle, Bidderssches Organ. Krankhafte Störungen in der Entwicklung der Geschlechtszellen. Thymus. Degenerationserscheinungen bei den Zellen überhaupt 369
Schlußwort 377

Erster Teil.

Teilung der Zelle und eng damit verknüpfte Fragen.

Einleitung.

In den sechziger Jahren des vorigen Jahrhunderts haben die Arbeiten Max Schultzes den Begriff der Zelle von Grund aus umgeändert. Die bis dahin herrschenden Anschauungen von Schwann und Schleiden, nach welchen die Zellmembran den wichtigsten Teil einer Zelle bilden sollte, wurden als unhaltbar zurückgewiesen und das Hauptgewicht auf das Zellplasma als Träger der Lebensfunktionen gelegt. Bei diesen Betrachtungen wurde auch der Zellkern nicht außer Acht gelassen. Vielmehr hat man durch das Studium der Wechselbeziehungen dieser zwei Zellbestandteile — des Plasmas und des Kernes — die Zellfunktionen zu verstehen gesucht. Es wurde nach dieser Weise ein neuer aussichtsvoller Weg in der Zellforschung betreten.

Bald aber hat sich die Sache verändert. Die wichtigen Entdeckungen Oskar Hertwigs über die komplizierten Umwandlungen, welche der Kern, sowohl Ei- wie Spermakern, während der Befruchtung durchmacht; die eingehenden spermato- und ovogenetischen Studien, welche einen geradezu verblüffenden Umwandlungsreichtum des Kernchromatins während der Reifung der Geschlechtszellen aufdeckten; das genaue Erforschen der karyokinetischen Kernteilungsfiguren haben so sehr die Aufmerksamkeit der Forscher gefesselt, daß der Begriff der Zelle, wenn auch unbewußt, allmählich verändert

wurde. Die Zellforscher haben sich angewöhnt, den Kern für sich allein als ein selbständiges Ganzes zu betrachten, und von diesem einseitigen Gesichtspunkt ausgehend suchte man ins Klare über alle diejenigen Vorgänge zu kommen, welche sich im Kerne abspielten. Nicht nur das. Man hat von diesem Gesichtspunkte aus das ganze Zellenleben zu erklären versucht. Und merkwürdigerweise fand dieses Bestreben einen sehr lebhaften Beifall. Ich brauche nur auf die vielen Versuche hinzuweisen, welche sowohl die Vererbung wie auch alle andern Zellfunktionen von diesem Ausgangspunkte aus erklären. In demselben Maße, wie die Betrachtung des Kernes immer mehr in den Vordergrund geschoben wurde, trat diejenige des Plasmas allmählich zurück. Der Kern behauptete eine herrschende Rolle in der Zelle.

Zwar sah man auch jetzt in dem Plasma und in dem Kerne die wichtigsten Zellbestandteile, aber alles hörte mit dieser bloßen Konstatierung auf. Die Zellforschung ging bei der Betrachtung der Zelle vielmehr in der eingeschlagenen einseitigen Richtung weiter. Wenn von Zeit zu Zeit das Plasma beim Zellstudium berücksichtigt wurde, so geschah das wieder in einseitiger Weise. Man betrachtete das Plasma allein für sich und suchte alle die sich in demselben abspielenden Vorgänge und die sich in ihm befindenden morphologischen Bestandteile als etwas ganz in sich Abgeschlossenes zu erklären. So kam es, daß infolge der starr gewordenen Begriffe vom Kern und Plasma viele, leicht in Zusammenhang zu bringende Plasmaeinschlüsse verschiedene Namen erhalten und ganz abweichende Deutungen erfahren haben. Die angebliche Komplizierung in der Zelle hat immer mehr und mehr zugenommen. Es drohte schon die Einheitlichkeit bei der Auffassung der Zelle verloren zu gehen: Kern, Plasma und die vielen Bestandteile in denselben wurden immer mehr und mehr getrennt für sich betrachtet — die Zelle wurde allmählich zersplittert.

Eine bezeichnende Wendung von dieser extremen Auffassung der Zelle machen die Arbeiten Balbianis, Gerassimows und R. Hertwigs, welche auf experimenteller Basis die Wechselbeziehungen zwischen Kern und Plasma zu erforschen suchen. Jetzt stehen wir wieder vor einer, wenn auch nicht so tiefen, doch nicht weniger bedeutungsvollen Umwälzung in unsren Zellbegriffen, wie dies in den sechziger Jahren der Fall war.

Die Experimente und Beobachtungen Gerassimows an pflanzlichen Zellen und diejenigen Hertwigs an Protozoen bewiesen die engen Wechselbeziehungen, welche bei der Funktion der Zelle zwischen

Kern und Protoplasma existieren. Sie zeigten, daß das Wachstum des Kernes in gesetzmäßigem Zusammenhang mit dem des Plasmas steht. Die Regulierung dieser beiden wichtigen Momente — des Plasma- und Kernwachstums — wird durch einen regen Stoffaustausch zwischen Kern und Plasma bewirkt. Als unmittelbare Folge desselben fand Hertwig das Austreten von chromatischer Substanz aus dem Kerne in das Plasma, hier Chromidien bildend. Auf diese Weise wurde die Einseitigkeit bei der Betrachtung von Kern und Plasma aufgehoben. Die Lebensvorgänge in der Zelle werden nicht durch die ausschließliche, oder wie es vielfach geschehen ist, durch die vorherrschende Wirkung des Kernes erklärt, sondern den Zelllebensvorgängen wird durch Beobachtung des gesetzmäßigen Eingreifens, des Zusammenwirkens der beiden Hauptzellbestandteile, Kern und Plasma, näher zu treten gesucht.

Diese große Umwälzung in unsrer Betrachtung der Zelle ist berufen, neue Gesichtspunkte auch in einem der wichtigsten Zellvorgänge, der Zellteilung, zu eröffnen. Von den oben angeführten Betrachtungen über das Wechselverhältnis zwischen Kern und Protoplasma ausgehend, hat R. Hertwig versucht, die Teilung der Zelle von diesem Gesichtspunkte aus aufzufassen und zu beleuchten. Er ging von dem Gedanken aus, daß es bei dem Wachstum der Zelle zu solchen Zuständen kommen muß, bei welchen das normale Kernplasmaverhältnis — die Kernplasmarelation Hertwigs — gestört wird. Die in dieser Richtung ausgeführten orientierenden Messungen stimmten mit dem theoretischen Postulat überein. Es fehlte aber bis jetzt an ausgedehnten und planmäßig ausgeführten Beobachtungen und Messungen, welche alle Momente in den Wechselbeziehungen zwischen Kern und Protoplasma zwischen zwei aufeinanderfolgenden Teilungen der Zelle berücksichtigen. Das genaue Studium dieser Momente ist unumgänglich notwendig, wenn man eine Basis für die Kernplasmarelationslehre gewinnen will. Die Wichtigkeit der Frage ins Auge fassend, hat R. Hertwig schon vor 4 Jahren mit der Erforschung dieser Wachstumsmomente der Zelle einen seiner Schüler, Herrn Emil von Wierzbicki betraut. Die Arbeit wurde von demselben begonnen und bis zu einem gewissen Abschluß gebracht. Inzwischen aber mußte Herr Wierzbicki, durch politische Wirren verhindert, die Arbeit unterbrechen. Er kam nicht dazu, die gewonnenen Resultate zu drucken. Es blieben bloß die von ihm an Herrn Professor Hertwig gemachten mündlichen Mitteilungen übrig, welche R. Hertwig (1905) in seinem Vortrag bei der

Breslauer Naturforscherversammlung zusammenfaßte[1]). Bei dieser Sachlage wurde ich von meinem verehrten Lehrer, Herrn Professor Dr. R. Hertwig, veranlaßt, die Arbeit von neuem aufzunehmen.

Von den ersten gewonnenen Resultaten ausgehend, habe ich den Umfang der Arbeit durch neue Fragestellungen erweitert. So entstand derjenige Teil der Arbeit, welcher über die Durchschneidungs- und Regenerationsversuche handelt. Ferner habe ich versucht, die durch Studium an Protozoen gewonnenen Gesichtspunkte zur Aufklärung der so merkwürdigen Vorgänge, welche sich bei der Ausbildung der Geschlechtszellen abspielen, zu verwerten, die hier bekannten Tatsachen genauer zu sichten und dieselben durch Messungen und Experimente einer physikalisch-physiologischen Erklärung näher zu bringen. So entstand der zweite Teil dieser Abhandlung, welcher speziell diesen Fragen gewidmet ist.

Untersuchungsmaterial.

Zur Entscheidung der aufgeworfenen Fragen habe ich mit Infusorien experimentiert, die ich in Reinkulturen gezüchtet habe.

Als Hauptuntersuchungsobjekt diente *Frontonia leucas* Ehrbg. An diesem Tiere habe ich die eingehendsten Messungen betreffs der Teilung der Zelle bei verschiedenen Temperaturen ausgeführt. Kontrollversuche und Experimente über die Nachwirkung der Temperatur bei der Zellteilung wurden von mir an den Infusorien *Stylonychia mytilus* und *Dileptus gigas* angestellt.

Für den zweiten Teil dieser Arbeit, welcher dem Synapsisproblem, der Chromidienbildung, den abortiven Teilungen, den Strahlungserscheinungen und der Dotterbildung bei den Geschlechtszellen gewidmet ist, habe ich Messungen an den männlichen Geschlechtszellen von *Ascaris mystax*[2]) und an den weiblichen von *Paludina vivipara* ausgeführt.

Nachstehend lasse ich die einzelnen Experimente und Messungen mit den daraus zu entnehmenden theoretischen Schlüssen folgen.

---

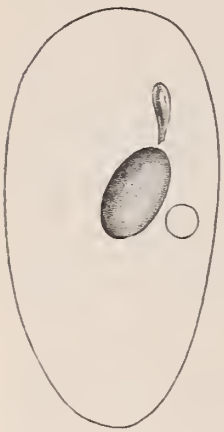
[1]) Bei den Untersuchungen Wierzbizkis (Experimente bei einer Temperatur von 25° C) hat sich herausgestellt, »daß, während die Frontonien von einer Teilung zur andern heranwachsen, der Kern lange Zeit über eine sehr geringe Vergrößerung erfährt und das zur Herstellung der Kernplasmarelation nötige energische Kernwachstum erst in die Zeit fällt, in welcher die Teilung eingeleitet und zu Ende geführt wird«. Diese Untersuchungen haben ferner gezeigt, »daß nach Ablauf jeder Teilung zunächst eine Verkleinerung des Kernes erfolgt«. S. 190 — Verh. d. deutsch. Zool. Ges. 1905 — Breslau.

[2]) Die Präparate von *Ascaris mystax* verdanke ich der Liebenswürdigkeit des Herrn Dr. Harry Marcus.

Methode des Experimentierens mit Frontonia leucas Ehrbg.

Frontonia leucas ist ein holotriches Infusor. Es hat eine eiförmige Gestalt (Fig. 1). Bei einer Länge von 264—289 μ zeigt das vordere Ende eine Breite von 148 μ, das hintere von 130—135 μ. In der Mitte mißt das Tier durchschnittlich 150 μ. Diese Messungen sind an Tieren kurz vor der Teilung aus Kulturen, welche bei 25° C. gezüchtet worden sind, entnommen. Bei einer Temperatur von 14° C. sind die betreffenden Körperdimensionen wie folgt: Länge 325 μ, das vordere Ende ist 155—160 μ breit, das hintere 140—145 μ, und in der Mitte zeigt das Tier eine Breite von 150—155 μ. Gewöhnlich ist das Tier seitlich schwach abgeplattet. In der Wärme beträgt es in dieser Richtung 130 μ, in der Kälte 142—146 μ. Die beiden Seiten des Körpers werden durch die Stellung des Mundes gegeben. Derselbe hat die Form einer ovalen Spalte, ist an der Basis mit einer undulierenden Membran versehen und liegt nahe dem vorderen Körperende. Der Mund bezeichnet die ventrale Seite des Körpers. Die Analöffnung ist am hinteren Körperende angebracht. Die contractile Vacuole befindet sich in der Mitte des Körpers, näher an der Rückenseite gelegen. Ebenfalls in der Mitte des Körpers, nur ein bißchen nach vorn geschoben, liegt der Kern. Derselbe hat die Form einer ovalen Scheibe, deren eine Seite schwach konvex, die andre in der Mitte eingebuchtet ist. In der Profilansicht erscheint der Kern als ein nur sehr schwach gebogener Stab (Fig. 2), von oben gesehen, zeigt er eine regelmäßige ovale Form (Fig. 3).

Fig. 1.



In der Natur findet man oft Frontonien, deren Körper stark mit Zoochlorellen gefüllt ist. Diese Tiere pflegen in der Regel beträchtlich kleiner (Länge 280 μ, Breite 145 μ, Dicke 135—140 μ bei Temperatur ca. 10—12° C.) wie die Frontonien, welche keine Zoochlorellen aufweisen, zu sein. Die Tiere, welche mir zu meinen Experimenten gedient haben, waren frei von Zoochlorellen.

Die Frontonien züchtete ich in geschlossenen Uhrschälchen. Als Nahrung verwendete ich eine Zeitlang durch ein feines Planctonnetz

durchgesiebte Diatomeen. Später fand ich eine leichter erhältliche Nahrung in verfaultem Salat. Denselben hatte ich immer in großen Einmachgläsern vorrätig und sorgte dafür, daß nicht viele Infusorien sich darin entwickelten. Vor Gebrauch wurde der Salat auch durch ein feines Planctonnetz gerieben. Jeden Tag habe ich sowohl frische Nahrung als frisches Wasser der Kultur zugegeben. Dabei achtete ich stets darauf, daß keine neue *Frontonia* in die Kultur hineinkam.

In dieser Weise führte ich zwei Kulturen bei verschiedenen Temperaturen: eine bei 25° C., eine andre bei 14° C.

Es galt nun, die Größenveränderungen des Kernes wie des Plasmas zwischen zwei nacheinander folgenden Teilungen festzustellen, um auf diese Weise ganz präzise Angaben für das Zellwachstum und die Zellteilung zu bekommen. Durch die regelmäßige, fast ovale Form seines Körpers und den scheibenförmigen Kern bietet *Frontonia leucas* im Vergleich zu andern Infusorien ein sehr günstiges Objekt zum Messen. Der einfachste und bequemste Weg zur Feststellung des Kern- und Plasmawachstums wäre derjenige gewesen, ein Tier gleich nach der Teilung zu nehmen, es bis zu der nächsten Teilung weiter zu züchten und das allmähliche Anwachsen des Plasmas und des Kernes durch z. B. jede halbe Stunde ausgeführte Messungen genau festzustellen. Das Beschreiten dieses Weges war aus dem einfachen Grunde unmöglich, daß an lebenden Frontonien keine genauen Messungen zu machen sind. Die Tiere sind dazu zu beweglich, außerdem treten die Kernkonturen nicht scharf genug hervor. Dieser Umstand komplizierte die von Anfang an so einfach erscheinende Untersuchung ungemein. Um die Wachstumsveränderung des Plasmas und des Kernes feststellen zu können, habe ich den schon von Wierzbizki eingeschlagenen Weg betreten. Ich habe immer den Moment der Teilung abgepaßt. Gleich nach der Teilung tötete ich das eine Tier ab, das andre kultivierte ich gesondert weiter und tötete es z. B. erst nach einer halben Stunde ab. Nach diesem Verfahren habe ich allmählich die Stadien $^1/_2$ Stunde, 1 Stunde $1^1/_2$ Stunden, 2 Stunden usw. nach der Teilung bis zu der nächsten Teilung gesammelt. Die Tiere fixierte ich immer in Pikrinessigsäure (konz. wässerige Lösung von Pikrinsäure mit 2% Essigsäure) und

Fig. 2. Fig. 3.

färbte sie mit Borax-Karmin[1]) Bei vorsichtiger Anwendung dieser Methoden bekommt man Präparate, welche fast keine Schrumpfung aufweisen. Die einzelnen Tiere habe ich in Nelkenöl aufbewahrt und dort mit sehr fein geteiltem Ocularmikrometer, bei Vergrößerung Ocul. 1, Objektiv 7 Leitz (1 Teilstrich des Ocularmikrometers = 1,47 μ), gemessen. Die Untersuchung im Nelkenöl ist unumgänglich notwendig, da man in dem Öl das Tier nach allen Richtungen drehen kann. Bei jedem Tiere habe ich die Länge, die Breite und die Dicke sowohl des Kernes wie auch des Plasmas gemessen. Durch Multiplizierung der gewonnenen Zahlen bekam ich das Volumen des Plasmas und des Kernes, auf ein Parallelopiped umgerechnet (Fig. 4). Da bei allen Tieren die durch diese Umrechnungsweise gemachten Fehler die gleichen sind und da es bei mir hauptsächlich auf Wachstumsrelationen ankam, kann diese Umrechnungsweise gar keinen Einfluß auf die Endresultate ausüben. Anfangs habe ich sowohl das Volumen des Plasmas wie dasjenige des Kernes auf ein dreiachsiges Elipsoid umgerechnet. Auf diese Weise bekommt man Zahlen, welche näher dem eigentlichen Volumen des Kernes und des Plasmas stehen. Die Umständlichkeit dieser Ausrechnung und die oben erwähnten Verhältnisse ins Auge fassend, habe ich auf diese Methode verzichtet. Die umgerechneten Zahlen von der Messung des z. B. $^1/_2$ Stunde nach der Teilung abgetöteten Tieres habe ich mit denjenigen, welche von dem entsprechenden, gleich nach der Teilung abgetöteten Tochtertier stammten, verglichen. Diese komplizierte Umrechnungsmethode mußte unbedingt eingeschlagen werden, da sonst, infolge der für jede Protozoenkultur üblichen kleinen Schwankungen in der Teilungsgröße der Tiere, die Resultate nicht ohne weiteres vergleichbar wären. Auf diese Weise konnte ich feststellen, um wie viel größer Plasma und Kern eine halbe Stunde nach der Teilung geworden sind. Durch Bestimmung der Kernplasmarelation, d. h. des Koeffizienten, den man erhält, wenn man die Plasmamaße durch die Kernmaße dividiert, für das eine halbe Stunde nach der Teilung abgetötete Tier, und durch Vergleichen dieses Koeffizienten mit dem, wel-

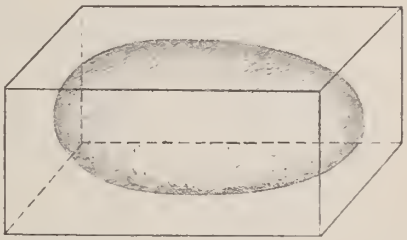
[1] Sehr schöne Fixierung gibt auch die 2% Osmiumsäure. Mit dieser Methode habe ich nur probeweise gearbeitet. Die Osmiumsäure hat den Nachteil 1., daß ihre Handhabung wegen des starken Geruches unangenehm und für die Kulturen gefährlich ist, und 2., daß sie nicht so schöne Färbung mit Borax-Karmin zuläßt. Darum habe ich mich auf die Fixierung mit Pikrinessigsäure beschränkt. Ich habe alle Präparate in möglichst gleicher Weise behandelt, damit die bei der Fixierung und Färbung nicht zu vermeidenden Nachteile überall genau die gleichen bleiben.

ches ich von dem gleich nach der Teilung abgetöteten Tiere bekommen habe, konnte ich den Grad der Veränderung des Kernplasmakoeffizienten während dieser halben Stunde ausrechnen.

Auf diese Weise konnte ich die Veränderung in der Größe des Kernes und des Plasmas in allen Momenten zwischen zwei aufeinanderfolgenden Teilungen feststellen. Statt an ein und demselben Tiere habe ich demnach die Größenveränderungen bei dem Wachstum der Zelle an einer vollständigen Reihe von Zellen studieren können.

Gewöhnlich habe ich die Veränderung des Zellwachstums in je 1 Stunde Abstand studiert. Bei den verschiedenen Experimenten variierte ich diese Zeit je nach Bedürfnis, wie ich es an Ort und Stelle noch erwähnen werde. — Von jedem einzelnen Moment des Zellwachstums habe ich acht bis zehn, eventuell auch mehr Tiere abgetötet, die durch Messung an denselben gewonnenen Zahlen verglichen und die mittlere Größe, als der Wirklichkeit näher stehend, angenommen. Diese Kontrolle mußte in vielen Fällen unbedingt gemacht werden, denn manchmal kam es aus nicht näher bestimmbaren Gründen vor, daß einige von den zum Experimentieren dienenden Tieren im Wachstum zurückblieben. Die solchen Tieren entnommenen Messungen zeigten Abweichungen in der Kernplasmarelation, auf die ich bei den späteren Ausführungen näher eingehen werde.

Fig. 4.



Wie erwähnt, habe ich die bei meinen Messungen gewonnenen Zahlen immer auf die Größe des betreffenden Ausgangstieres umgerechnet. Diese Umrechnungsweise wird trotzdem nur dann einen Messungsfehler ausschalten können, wenn die zwei aus der Teilung entstandenen Tochtertiere genau von derselben Größe sind. Ist das nun in Wirklichkeit immer der Fall?

Um diese Frage zu entscheiden, habe ich Tochtertiere von der Wärme- (25° C.) und Kältekultur (14° C.) und Tiere aus frisch geholtem Material (Temperatur 10—12° C. Diese Tiere waren zoochlorellenhaltig) gleich nach der Teilung abgetötet und gemessen. Die gewonnenen Resultate habe ich in den folgenden drei Tabellen zusammengestellt.

Tabelle I. — Temperatur 25° C.[1])

Teilung	Abgetötet	Plasma				Kern				Kernplasma-relation		Bemerkungen
		Dimensionen		Volumen		Dimensionen		Volumen				
		vorderes Tier	hinteres Tier	vorderes Tier	hinteres Tier	vorderes Tier	hinteres Tier	vorderes Tier	hinteres Tier	vorderes Tier	hinteres Tier	
9. III. 07 9.10 V.	Gleich nach der Teilung	L = 125 Br = 74 D = 64	L = 125 Br = 67 D = 70	Vpl = 592 000 Vpl − Vk = 583 000	Vpl = 586 250 Vpl − Vk = 576 800	L = 40 Br = 21 D = 12	L = 50 Br = 21 D = 9	Vk = 9 600	Vk = 9 450	61,08	61	
2. III. 07 5.45 N.	Gleich nach der Teilung	L = 120 Br = 80 D = 77	L = 120 Br = 80 D = 74	Vpl = 739 200 Vpl − Vk = 728 920	Vpl = 710 400 Vpl − Vk = 700 970	L = 47 Br = 21 D = 10	L = 41 Br = 23 D = 10	Vk = 10 280	Vk = 9 430	70	74	
2. III. 07 6.30 N.	Gleich nach der Teilung	L = 120 Br = 65 D = 65	L = 119 Br = 66 D = 63	Vpl = 507 000 Vpl − Vk = 498 900	Vpl = 494 802 Vpl − Vk = 486 882	L = 45 Br = 20 L = 9	L = 44 Br = 20 D = 9	Vk = 8 100	Vk = 7 920	61,5	61,4	
23. II. 07 8.50 V.	Gleich nach der Teilung	L = 112 Br = 75 D = 73	L = 112 Br = 75 D = 72	Vpl = 613 200 Vpl − Vk = 603 120	Vpl = 604 800 Vpl − Vk = 595 120	L = 42 Br = 20 D = 12	L = 44 Br = 20 D = 11	Vk = 10 080	Vk = 9 680	59,8	61,4	
23. II. 07 8.40 V.	Gleich nach der Teilung	L = 145 Br = 80 D = 78	L = 140 Br = 80 L = 80	Vpl = 904 800 Vpl − Vk = 890 225	Vpl = 896 000 Vpl − Vk = 881 964	L = 53 Br = 25 L = 11	L = 51 Br = 25 D = 11	Vk = 14 575	Vk = 14 036	61,0	62,8	

[1]) Mit Vpl bezeichne ich das Plasmavolumen, mit Vk = das Kernvolumen. Vpl — Vk bezeichnet das Reinvolumen des Plasmas nach dem Abzug des Kernvolumens (Vk). L = Länge, Br = Breite, D = Dicke des gemessenen Infusors.

Tabelle II. — Temperatur 14° C.

Teilung	Abgetötet	Plasma				Kern				Kernplasma-relation		Bemerkungen
		Dimensionen		Volumen		Dimensionen		Volumen				
		vorderes Tier	hinteres Tier	vorderes Tier	hinteres Tier	vorderes Tier	hinteres Tier	vorderes Tier	hinteres Tier	vorderes Tier	hinteres Tier	
13. III. 07 10 V.	Gleich nach der Teilung	L = 165 Br = 90 D = 85	L = 170 Br = 85 D = 80	Vpl = 1 262 250 Vpl — Vk = 1 239 062	Vpl = 1 156 000 Vpl — Vk = 1 133 496	L = 62 Br = 34 D = 11	L = 62 Br = 33 D = 11	Vk = 23 188	Vk = 22 506	53,0	50,4	Die Kultur in der Kälte seit 3. III. 07.
14. III. 07 10.50 V.	Gleich nach der Teilung	L = 135 Br = 87 D = 70	L = 140 Br = 80 D = 78	Vpl = 793 300 Vpl — Vk = 778 800	Vpl = 873 600 Vpl — Vk = 858 975	L = 5? Br = 28 D = 10	L = 65 Br = 25 D = 9	Vk = 14 500	Vk = 14 625	53,7	58	In Wirklichkeit wird die Differenz zwischen den Kernplasmakoeffizienten nicht so groß sein, da das hintere Tier an einem Ende stark zugespitzt ist.
15. III. 07 10 V.	Gleich nach der Teilung	L = 145 Br = 82 D = 85	L = 148 Br = 88 D = 83	Vpl = 1 010 650 Vpl — Vk = 991 290	Vpl = 1 080 992 Vpl — Vk = 1 061 192	L = 55 Br = 32 D = 11	L = 50 Br = 36 D = 11	Vk = 19 360	Vk = 19 800	51,2	53,5	

Tabelle III. — Zoochlorellenhaltige Frontonia. Temperatur 10—12° C.

Teilung	Abgetötet	Plasma				Kern				Kernplasma-relation		Bemerkungen
		Dimensionen		Volumen		Dimensionen		Volumen				
		vorderes Tier	hinteres Tier	vorderes Tier	hinteres Tier	vorderes Tier	hinteres Tier	vorderes Tier	hinteres Tier	vorderes Tier	hinteres Tier	
11. III. 07 8.50 N.	Gleich nach der Teilung	L = 110 Br = 65 D = 61	L = 110 Br = 64 D = 61	Vpl = 429 000 Vpl — Vk = 421 440	Vpl = 421 595 Vpl — Vk = 421 595	L = 44 Br = 27 D = 7	L = 45 Br = 25 D = 7	Vk = 7 560	Vk = 7 875	55,5	53,5	Frisch geholtes Material von Possenhofen bei München. 10. III. 07.
11. III. 07 8.10 N.	Gleich nach der Teilung	L = 120 Br = 70 D = 68	L = 122 Br = 66 D = 72	Vpl = 571 200 Vpl — Vk = 561 000	Vpl = 579 744 Vpl — Vk = 569 344	L = 51 Br = 20 D = 10	L = 52 Br = 20 D = 10	Vk = 10 200	Vk = 10 400	54,7	55	
11. III. 07 9.15 N.	Gleich nach der Teilung	L = 120 Br = 68 D = 68	L = 120 Br = 71 D = 65	Vpl = 554 880 Vpl — Vk = 544 080	Vpl = 553 800 Vpl — Vk = 543 000	L = 48 Br = 25 D = 9	L = 48 Br = 25 D = 9	Vk = 10 800	Vk = 10 800	50,28	50,37	

Beim Durchsehen der Tabellen fällt es gleich ins Auge, daß in der überwiegenden Zahl der Fälle die Tochtertiere genau gleich groß sind. Es kommen aber auch Fälle vor, in welchen eines der Tochtertiere, gewöhnlich das hintere, ein bißchen kleiner als das andre (das vordere) ist. Die Tiere, welche diese kleine Ungleichmäßigkeit bei der Teilung aufweisen werden, erkennt man gleich daran, daß sie ihr hinteres Ende zugespitzt haben, während die sich in zwei gleich große Hälften teilenden Tiere nur eine kleine Differenz in der Breite des vorderen und hinteren Körperendes aufweisen.

Diese, wenn auch unbedeutenden, Größenabweichungen bei der Teilung könnten einen merklichen Einfluß in den ersten 2—3 Stunden ausüben, während deren ohnedies die zu konstatierenden Unterschiede, besonders in dem Kernwachstum, nicht bedeutend sind. In den späteren Stadien wäre der Einfluß dieser möglichen Messungsfehler nur ein sehr untergeordneter gewesen, und daher konnte er außer Acht gelassen werden.

Um trotzdem diesen kleinen Fehler möglichst zu vermeiden, habe ich für meine Experimente immer solche Tiere ausgewählt, bei welchen sich die Teilung voraussichtlich ganz gleichmäßig abspielen würde. Eine andre Vorsichtsmaßregel habe ich dadurch eingeführt, daß ich an meinen Präparaten immer genau angegeben habe, ob durch die Teilung gleich große Tiere entstanden sind, und welches Tier, ob das vordere oder das hintere, gleich nach der Teilung abgetötet worden ist. Bei den Experimenten mit der Kultur bei 25° C. habe ich gewöhnlich das vordere Tier gleich nach der Teilung abgetötet. Zur Kontrolle, besonders in den ersten 4 Stunden, habe ich auch solche Experimente gemacht, bei welchen ich gleich nach der Teilung das hintere Tier abgetötet, während ich das vordere Tier weiter kultiviert habe.

Bei den Experimenten mit den bei 14° C. kultivierten Tieren habe ich umgekehrt fast durchgehend das hintere Tier abgetötet und das vordere weiter kultiviert. Zur Kontrolle nur habe ich die umgekehrten Experimente wie bei der Kultur 25° C. gemacht, d. h. ich habe hier ausnahmsweise das vordere Tier abgetötet und das hintere weiter kultiviert.

Diejenigen Tiere, bei welchen nach der Färbung sich herausstellte, daß der Kern, statt ovalscheibenförmig zu sein, kleine Unregelmäßigkeiten aufwies, habe ich für meine Messungen nicht benutzt.

Bei allen diesen Vorsichtsmaßregeln bleiben die unvermeidlichen individuellen Fehler bei der Messung so kleiner Objekte trotzdem nicht ausgeschlossen. Da es aber bei den Versuchen sich hauptsächlich um Relationen und weniger um absolute Größen handelt, werden sich überall die gleichen individuellen Fehler gegenseitig ausgleichen. Trotz alledem gestehe ich es gern, daß bei Messungen von Zellen, infolge der vorkommenden kleinen Abweichungen in der Form, die Fehler nicht ganz zu vermeiden sind. Diese kleinen Fehler sind aber nicht imstande, die gewonnenen Hauptergebnisse stark zu beeinflussen.

Ich habe die Bedingungen des Experimentierens und des Messens genau geschildert, da für die Beurteilung der Resultate einer experimentellen Untersuchung, wie der vorliegenden, die Art des Arbeitens nicht ohne Wichtigkeit ist.

I. Experimente und Messungen an Frontonia leucas bei einer Temperatur von 25° C.

Bei Temperatur 25° C. teilt sich *Frontonia leucas* jede 16 bis 20 Stunden. Diese nicht geringe Schwankung der Teilungszeit war nicht zu beseitigen. Am häufigsten trat die neue Teilung in einem Intervall von 17 Stunden ein. Diese Schwankung des Teilungsintervalls bringt es mit sich, daß nicht alle, beispielsweise nach 5 oder 10 Stunden abgetöteten Tiere genau dasselbe relative Alter aufweisen und daher nicht direkt vergleichbar sind. Setzen wir z. B. den Fall voraus, daß wir gerade zwei solche Tiere haben, von denen das eine sich nach 17 Stunden (Tier α), das andre (Tier β) nach 20 Stunden geteilt haben würde und daß wir beide nach 10 Stunden abgetötet haben. Wenn wir den ersten Fall, als solcher am häufigsten zutreffend, normal bezeichnen und zum Vergleich benutzen, dann wird das zweite Tier (Tier β) nach 10 Stunden im Vergleich zum ersteren relativ jünger sein, und zwar das erste (Tier α) würde schon $\frac{10}{17} = 0{,}59$, das zweite erst $\frac{10}{20} = 0{,}50$ seines Lebens von

einer Teilung zur andern zugebracht haben, oder in Stunden ausgerechnet, würde das zweite Tier (Tier β) im Verhältnis zu dem ersteren 1 Stunde 46 Minuten jünger sein. 1 Stunde nach der Teilung würde das zweite Tier (Tier β) um $\frac{1}{20} = 10{,}6$ Minuten jünger als das Tier α sein usw. Die Fehlerquelle, d. h. daß die nach einer gewissen Zahl von Stunden abgetöteten Tiere deswegen noch nicht im gleichen relativen Alter zu sein brauchen, ist bei meinen Versuchen in der Hauptsache dadurch ausgeschaltet worden: 1., daß ich für jeden Moment mehrere Tiere gemessen habe. Die dabei gewonnenen Zahlen schwanken um eine ziemlich konstante mittlere Größe, und 2. dadurch, daß es in bestimmten Grenzen möglich ist, die Stunde, in welcher sich das abgetötete Tier geteilt hätte, anzugeben und folglich auch sein relatives Alter so ungefähr zu bestimmen.

In der folgenden Tabelle gebe ich die häufigsten Zahlen für die einzelnen Momente wieder.

Tabelle für die Veränderungen der Kern- und Plasmagrö

Teilung	Tochtertiere		Zahl der von der Teilung verflossenen Stunden	Plasma			
				Dimension		Volumen	
	abgetötet	abgetötet		Vergleichstier[3]	Versuchstier[3]	Vergleichstier	Versuchstier
21. XII. 06 10.[12] Vorm. Nr. 1	21. XII. 06 10.[12] Vorm. v[1]	21. XII. 06 10.[42] Vorm. h[1]	1/2[2]	L = 126 Br = 70 D = 70	L = 135 Br = 70 D = 70	Vpl = 615 400 Vpl — Vk = 606 913	Vpl = 661 Vpl — Vk = 653
18. XII. 06 3.[25] Nachm. Nr. 2	18. XII. 06 3.[25] Nachm. v	18. XII. 06 4.[10] Nachm. h	3/4	L = 125 Br = 70 D = 60	L = 142 Br = 63 D = 57	Vpl = 525 000 Vpl — Vk = 516 144	Vpl = 509 Vpl — Vk = 502
19. XII. 06 3.[25] Nachm. Nr. 3	19. XII. 06 3.[25] Nachm. v	19. XII. 06 4.[25] Nachm. h	1	L = 127 Br = 70 D = 60	L = 127 Br = 65 D = 60	Vpl = 533 400 Vpl — Vk = 525 840	Vpl = 495 Vlp — Vk = 488
18. XII. 06 3 Nachm. Nr. 4	18. XII. 06 3 Nachm. v	18. XII. 06 4 Nachm. h	1	L = 140 Br = 85 D = 70	L = 155 Br = 75 D = 70	Vpl = 833 000 Vpl — Vk = 821 250	Vpl = 813 Vpl — Vk = 804
21. XII. 06 10.[5] Vorm. Nr. 5	21. XII. 06 10.[5] Vorm. h	21. XII. 06 11.[35] Vorm. v	1 1/2	L = 130 Br = 70 D = 60	L = 150 Br = 70 D = 67	Vpl = 546 000 Vpl — Vk = 537 552	Vpl = 703 Vpl — Vk = 696
5. XII. 06 2 Nach- mitternacht Nr. 6	5. XII. 06 2 Nach- mitternacht	5. XII. 06 4 Nach- mitternacht	2	L = 130 Br = 85 D = 60	L = 150 Br = 80 D = 65	Vpl = 827 000 Vpl — Vk = 813 250	Vpl = 780 Vpl — Vk = 767
18. XII. 06 10.[10] Vorm. Nr. 7	18. XII. 06 10.[10] Vorm.	18. XII. 06 12.[10] Mittag	2	L = 125 Br = 66 D = 60	L = 135 Br = 65 D = 60	Vpl = 495 000 Vpl — Vk = 486 873	Vpl = 526 Vpl — Vk = 516

[1] v = vorderes, h = hinteres Tier.

[2] Für die ersten vier Stunden nach der Teilung habe ich Zeitintervalle von 1/2 und manchmal
Kleinere Zeitintervalle als 1/4 Stunde konnte ich nicht benutzen, weil die während derselben eingetret
beeinflußt zu werden.

[3] Mit dem Namen »Vergleichstier« bezeichne ich das gleich nach der Teilung abgetötete
abgetötete Tier.

schen zwei aufeinanderfolgenden Teilungen.

Kern				Kernplasma-relation		Koeffizient des Plasmawachstums Ausgangsgröße 1,00	Koeffizient des Kernwachstums Ausgangsgröße 1,00	Wachstum der Kernplasma-relation	Bemerkungen
Dimension		Volumen							
eichs-er	Versuchs-tier	Vergleichs-tier	Versuchs-tier	Vergleichs-tier	Versuchs-tier				
= 41 = 23 = 9	L = 40 Br = 23 D = 9	8 487	8 280	71,5	78,8	1,06	0,98	1,10	
= 41 = 24 = 9	L = 36 Br = 22 D = 9	8 856	7 128	58,2	70,5	0,98	0,76	1,21	Das hintere Tier ist kleiner als das vordere gewesen. Dies erklärt die ungewöhnlich große Kernabnahme.
= 40 = 21 = 9	L = 40 Br = 20 D = 9	7 560	7 200	69	67,8	0,93	0,95		Das hintere Tier ist bei der Teilung kleiner gewesen. Darum zeigt es auch nach einer Stunde im Vergleich mit ersterem fast kein Anwachsen.
= 47 = 25 = 9	L = 42 Br = 25 D = 9	11 750	9 450	69,8	85	0,98	0,76	1,21	Bei der Teilnng ist das hintere Tier etwas kleiner gewesen. Dies erklärt das äußerst starke Hinnntersteigen des Kernvolnmens.
= 44 = 24 = 8	L = 42 Br = 25 D = 7	8 448	7 350	63,6	94,7	1,29	0,85	1,49	Bei der Teilung ist das vordere Tier noch größer als das hintere gewesen. Nach $1^1/_2$ Stunden hat sich diese Differenz noch mehr verschärft.
= 50 = 25 = 11	L = 45 Br = 25 D = 11	13 750	12 375	59,15	62,0	0,84	0,89	1,05	Bei der Teilung ist das hintere Tier kleiner als das vordere gewesen.
= 43 = 21 = 9	L = 38 Br = 24 D = 11	8 127	10 032	59,9	51,4	1,05	1,23	— 1,16	Bei diesem Tiere konnte ich ausnahmsweise keine Abnahme des Kernvolumens konstatieren. Das rasche Anwachsen des Kernes ist vielleicht mit einer beginnenden schwachen Depression in Znsammenhang zu bringen. Dies Verhalten ist überans auffallend. Die Messungen dieses Paares habe ich hier nur zum Vergleich angeführt. Vgl. S. 272.

nde genommen, da in diesem Zeitraum das Wachstum des Kernes auffallende Abweichungen zeigt. e nderungen im Wachstum zu gering sind, um nicht stark von den individuellen Messungsfehlern

n »Versuchstier« verstehe ich das weiter kultivierte und erst nach einer bestimmten Anzahl von Stunden

Teilung	Tochtertiere		Zahl der von der Teilung verflossenen Stunden	Plasma			
				Dimension		Volumen	
	abgetötet	abgetötet		Vergleichstier	Versuchstier	Vergleichstier	Versuchstier
18. XII. 06	18. XII. 06	18. XII. 06	3	L = 126	L = 138	Vpl = 866 880	Vpl = 1 117
9.5 Vorm.	9.5 Vorm.	12.5 Vorm.		Br = 86	Br = 90	Vpl − Vk = 854 208	Vpl − Vk = 1 106
Nr. 8	v	h		D = 80	D = 90		
22. I. 07	22. I. 07	22. I. 07	4	L = 135	L = 143	Vpl = 708 750	Vpl = 875
10.7 Vorm.	10.7 Vorm.	2.7 Nachm.		Br = 75	Br = 75	Vpl − Vk = 698 250	Vpl − Vk = 865
Nr. 9	v	h		D = 70	D = 85		
5. II. 07	5. II. 07	5. II. 07	5	L = 153	L = 171	Vpl = 985 320	Vpl = 1 292
11.24 Vorm.	11.24 Vorm.	4.24 Nachm.		Br = 92	Br = 84	Vpl − Vk = 970 920	Vpl − Vk = 276
Nr. 10				D = 70	D = 90		
19. XII. 06	19. XII. 06	19. XII. 06	5	L = 125	L = 140	Vpl = 585 000	Vpl = 819
9.27 Vorm.	9.27 Vorm.	2.27 Nachm.		Br = 72	Br = 78	Vpl − Vk = 576 536	Vpl − Vk = 810
Nr. 11				D = 65	D = 75		
19. XII. 06	19. XII. 06	19. XII. 06	6	L = 115	L = 127	Vpl = 499 100	Vpl = 714
9.7 Vorm.	9.7 Vorm.	3.7 Nachm.		Br = 70	Br = 75	Vpl − Vk = 491 876	Vpl − Vk = 706
Nr. 12	v	h		D = 62	D = 75		
12. II. 07	12. II. 07	12. II. 07	7	L = 148	L = 175	Vpl = 901 320	Vpl = 1 078
9.2 Vorm.	9.2 Vorm.	4.2 Nachm.		Br = 87	Br = 88	Vpl − Vk = 887 820	Vpl − Vk = 1 063
Nr. 13				D = 70	D = 70		
19. XII. 06	19. XII. 06	19. XII. 06	7	L = 130	L = 133	Vpl = 491 140	Vpl = 698
9.15 Vorm.	9.15 Vorm.	4.15 Nachm.		Br = 60	Br = 75	Vpl − Vk = 490 528	Vpl − Vk = 689
Nr. 14				D = 63	D = 70		
11. II. 07	11. II. 07	11. II. 07	7½	L = 154	L = 165	Vpl = 1 108 800	Vpl = 1 544
11.28 Vorm.	11.28 Vorm.	6.58 Nachm.		Br = 90	Br = 104	Vpl − Vk = 1 094 500	Vpl − Vk = 1 528
Nr. 15				D = 80	D = 90		
2. II. 07	2. II. 07	2. II. 07	8	L = 117	L = 162	Vpl = 573 300	Vpl = 900
10.35 Vorm.	10.35 Vorm.	6.35 Nachm.		Br = 70	Br = 86	Vpl − Vk = 565 320	Vpl − Vk = 890
Nr. 16	v	h		D = 70	D = 65		
11. II. 07	11. II. 07	11. II. 07	8	L = 125	L = 160	Vpl = 818 125	Vpl = 1 018
10.36 Vorm.	10.36 Vorm.	6.36 Nachm.		Br = 85	Br = 80	Vpl − Vk = 807 205	Vpl − Vk = 1 000
Nr. 17	v	h		D = 77	D = 78		

Kern				Kernplasma-relation		Koeffizient des Plasmawachstums Ausgangsgröße 1,00	Koeffizient des Kernwachstums Ausgangsgröße 1,00	Wachstum der Kernplasma-relation	Bemerkungen
Dimension		Volumen							
Vergleichs-tier	Versuchs-tier	Vergleichs-tier	Versuchs-tier	Vergleichs-tier	Versuchs-tier				
= 48	L = 35	12 672	11 550	67,4	95,7	1,29	0,91	1,4	
= 24	Br = 30								
= 11	D = 11								
= 42	L = 40	10 500	10 000	66,4	86,55	1,24	0,95	1,3	
= 25	Br = 25								
= 10	D = 10								
= 40	L = 44	14 400	15 840	67,3	80,7	1,31	1,10	1,2	
= 30	Br = 30								
= 12	D = 12								
= 46	L = 46	8 464	8 832	68,1	91,7	1,40	1,04	1,33	
= 23	Br = 24								
= 8	D = 8								
= 43	L = 40	7 224	8 000	68,08	88	1,43	1,10	1,3	
= 21	Br = 25								
= 8	D = 8								
= 50	L = 52	13 500	14 560	65,7	73	1,20	1,08	1,14	Nach sieben Stunden ist das Plasma verhältnismäßig sehr gering angewachsen.
= 27	Br = 28								
= 10	D = 10								
= 41	L = 41	7 872	8 856	62,6	77,8	1,42	1,12	1,24	
= 24	Br = 24								
= 8	D = 9								
= 50	L = 48	14 300	16 320	76	93	1,39	1,14	1,22	
= 26	Br = 34								
= 11	D = 10								
= 38	L = 45	7 980	9 720	70,8	92,2	1,58	1,218	1,3	
= 21	Br = 24								
= 10	D = 9								
= 42	L = 43	10 920	12 040	73,9	83,5	1,25	1,10	1,13	
= 26	Br = 28								
= 10	D = 10								

Teilung	Tochtertiere		Zahl der von der Teilung verflossenen Stunden	Plasma			
				Dimension		Volumen	
	abgetötet	abgetötet		Vergleichstier	Versuchstier	Vergleichstier	Versuchstier
15. XII. 06 8.35 Vorm. Nr. 18	15. XII. 06 8.35 Vorm.	15. XII. 06 5.35 Nachm.	9	L = 125 Br = 70 D = 65	L = 145 Br = 80 D = 75	Vpl = 568 750 Vpl—Vk = 559 525	Vpl = 870 Vpl—Vk = 858
16. I. 07 9.25 Vorm. Nr. 19	16. I. 07 9.25 Vorm.	16. I. 07 6.25 Nachm.	9	L = 128 Br = 75 D = 70	L = 139 Br = 92 D = 90	Vpl = 672 000 Vpl—Vk = 661 880	Vpl = 1 150 Vpl—Vk = 1 139
16. I. 07 8.17 Vorm. Nr. 20	16. I. 07 8.17 Vorm. v	16. I. 07 6.17 Nachm. h	10	L = 126 Br = 77 D = 60	L = 140 Br = 88 D = 86	Vpl = 582 120 Vpl—Vk = 571 120	Vpl = 1 059 Vpl—Vk = 1 048
14. XII. 06 8.55 Vorm. Nr. 21	14. XII. 06 8.55 Vorm. v	14. XII. 06 6.58 Nachm. h	10	L = 140 Br = 70 D = 77	L = 145 Br = 85 D = 80	Vpl = 754 600 Vpl—Vk = 744 520	Vpl = 986 Vpl—Vk = 975
8. II. 07 4.15 Nachmitternacht Nr. 22	8. II. 07 4.15 Nachmitternacht v	8. II. 07 3.15 Nachm. h	11	L = 121 Br = 80 D = 70	L = 152 Br = 83 D = 85	Vpl = 677 600 Vpl—Vk = 667 040	Vpl = 1 072 Vpl—Vk = 1 059
8. II. 07 4.10 Nachmitternacht Nr. 23	8. II. 07 4.10 Nachmitternacht v	8. II. 07 3.40 Nachm. h	11½	L = 145 Br = 88 D = 70	L = 170 Br = 86 D = 80	Vpl = 893 200 Vpl—Vk = 879 472	Vpl = 1 169 Vpl—Vk = 1 155
8. II. 07 3.25 Nachmitternacht Nr. 24	8. II. 07 3.25 Nachmitternacht v	8. II. 07 3.25 Nachm. h	12	L = 138 Br = 85 D = 80	L = 175 Br = 86 D = 83	Vpl = 938 400 Vpl—Vk = 925 750	Vpl = 1 249 Vpl—Vk = 1 235
8. II. 07 3.15 Nachmitternacht Nr. 25	8. II. 07 3.15 Nachmitternacht v	8. II. 07 3.15 Nachm. h	12	L = 105 Br = 115 D = 105	L = 200 Br = 100 D = 90	Vpl = 1 267 875 Vpl—Vk = 1 250 299	Vpl = 1 800 Vpl—Vk = 1 779
16. II. 07 5.40 Früh Nr. 26	16. II. 07 5.40 Früh v	16. II. 07 6.40 Nachm. h	13	L = 126 Br = 81 D = 84	L = 187 Br = 90 D = 92	Vpl = 857 304 Vpl—Vk = 845 256	Vpl = 1 531 Vpl—Vk = 1 516

Kern				Kernplasma-relation		Koeffizient des Plasmawachstums Ausgangsgröße 1,00	Koeffizient des Kernwachstums Ausgangsgröße 1,00	Wachstum der Kernplasma-relation	Bemerkungen
Dimension		Volumen							
gleichs-tier	Versuchs-tier	Vergleichs-tier	Versuchs-tier	Vergleichs-tier	Versuchs-tier				
= 41	L = 40	9 225	11 200	60,6	76,6	1,53	1,21	1,27	
= 25	Br = 28								
= 9	D = 10								
= 46	L = 47	10 120	11 844	65,4	96,1	1,71	1,16	0,47	
= 22	Br = 21								
= 10	D = 12								
= 45	L = 45	9 000	11 250	65	93	1,83	1,25	1,41	
= 20	Br = 25								
= 10	D = 10								
= 42	L = 50	10 080	11 000	73,8	88,6	1,30	1,09	1,20	
= 24	Br = 20								
= 10	D = 11								
= 40	L = 45	10 560	12 870	66,05	80,8	1,73	1,22	1,22	
= 24	Br = 26								
= 11	D = 11								
= 44	L = 45	13 728	14 580	64,0	80	1,30	1,06	1,25	Wie aus dem langsamen Wachstum hervorgeht, hätten sich diese Tiere nicht in der siebzehnten Stunde, sondern viel später geteilt. Ich habe diese Zahlen nur zum Vergleich angeführt.
= 26	Br = 27								
= 12	D = 12								
= 55	L = 45	12 650	13 365	73	92,4	1,3	1,05	1,27	
= 23	Br = 27								
= 10	D = 11								
= 52	L = 55	17 576	20 450	71,1	87,0	1,42	1,16	1,22	
= 26	Br = 30								
= 13	D = 13								
= 58	L = 50	12 048	15 000	70	101,1	1,79	1,24	1,44	
= 26	Br = 30								
= 8	D = 10								

Teilung	Tochtertiere		Zahl der von der Teilung verflossenen Stunden	Plasma			
				Dimension		Volumen	
	abgetötet	abgetötet		Vergleichstier	Versuchstier	Vergleichstier	Versuchstier
14. XII. 06 8.15 Nachm. Nr. 27	14. XII. 06 8.15 Nachm. v	15. XII. 06 9.15 Vorm. h	13	L = 133 Br = 94 D = 68	L = 170 Br = 95 D = 90	Vpl = 855 856 Vpl − Vk = 843 166	Vpl = 1 453 Vpl − Vk = 1 447
16. II. 07 3.36 Nach- mitternacht Nr. 28	16. II. 07 3.36 Nach- mitternacht v	16. II. 07 5.28 Nachm. h	14	L = 145 Br = 90 D = 66	L = 180 Br = 92 D = 100	Vpl = 861 300 Vpl − Vk = 848 580	Vpl = 1 656 Vpl − Vk = 1 639
3. XII. 06 6.45 Nachm. Nr. 29	3. XII. 06 6.45 Nachm. v	4. XII. 06 8.45 Vorm. v	14	L = 140 Br = 75 D = 70	L = 175 Br = 90 D = 80	Vpl = 735 000 Vpl − Vk = 724 200	Vpl = 1 260 Vpl − Vk = 1 246
15. XII. 06 6.15 Nachm. Nr. 30	15. XII. 06 6.15 Nachm.	16. XII. 06 9.15 Vorm.	15	L = 145 Br = 80 D = 62	L = 160 Br = 98 D = 95	Vpl = 719 200 Vpl − Vk = 707 650	Vpl = 1 489 Vpl − Vk = 1 474
6. II. 07 7 Nachm. Nr. 31	6. II. 07 7 Nachm.	7. II. 07 10 Vorm.	15	L = 158 Br = 91 D = 65	L = 188 Br = 105 D = 92	Vpl = 934 570 Vpl − Vk = 921 414	Vpl = 1 795 Vpl − Vk = 1 775
15. II. 07 9.20 Vorm. Nr. 32	15. II. 07 9.20 Vorm. v	16. II. 07 3.20 Früh h	16	L = 140 Br = 81 D = 75	L = 180 Br = 95 D = 100	Vpl = 860 500 Vpl − Vk = 848 020	Vpl = 1 710 Vpl − Vk = 1 691
5. XII. 06 1.45 Nach- mitternacht Nr. 33	5. XII. 06 1.45 Nach- mitternacht v	5. XII. 06 5.45 Nachm. h	16	L = 130 Br = 80 D = 70	L = 183 Br = 95 D = 86	Vpl = 728 000 Vpl − Vk = 716 579	Vpl = 1 403 Vpl − Vk = 1 385
14. II. 07 2.30 Nachm. Nr. 34	14. II. 07 2.30 Nachm. v	15. II. 07 10.30 Vorm. h	17	L = 140 Br = 95 D = 80	L = 192 Br = 103 D = 106	Vpl = 1 130 500 Vpl − Vk = 1 113 250	Vpl = 2 074 Vpl − Vk = 2 042
10. II. 07 11.58 Vorm. Nr. 35	10. II. 07 11.58 Vorm. v	11. II. 07 7.30 Vorm. h	17½	L = 140 Br = 83 D = 80	L = 190 Br = 105 D = 100	Vpl = 929 600 Vpl − Vk = 916 100	Vpl = 1 995 Vpl − Vk = 1 967

Kern				Kernplasma-relation		Koeffizient des Plasmawachstums Ausgangsgröße 1,00	Koeffizient des Kernwachstums Ausgangsgröße 1,00	Wachstum der Kernplasma-relation	Bemerkungen
Dimension		Volumen							
Vergleichs-tier	Versuchs-tier	Vergleichs-tier	Versuchs-tier	Vergleichs-tier	Versuchs-tier				
= 47 = 27 = 10	L = 45 Br = 32 D = 11	12 690	15 840	66,4	91,3	1,72	1,24	1,38	
= 53 = 24 = 10	L = 45 Br = 33 D = 11	12 720	16 335	66	100,3	1,93	1,28	1,51	
= 60 = 30 = 6	L = 50 Br = 30 D = 9	10 800	13 500	67	92,3	1,72	1,25	1,37	
= 42 = 25 = 11	L = 50 Br = 25 D = 12	11 500	15 000	61,28	98,3	2	1,30	1,60	
= 46 = 26 = 11	L = 50 Br = 28 D = 14	13 156	19 600	70,0	90,6	1,92	1,48	1,28	
= 48 = 26 = 10	L = 55 Br = 30 D = 11	12 480	18 150	67,1	93,1	2,1	1,45	1,39	Das angebliche Anwachsen des Plasmas auf das mehr als Doppelte ist wahrscheinlich durch Messungsfehler bedingt.
= 47 = 27 = 9	L = 53 Br = 28 D = 12	11 421	17 908	62,7	77,4	1,93	1,56	1,24	
= 50 = 23 = 15	L = 70 Br = 30 D = 15	17 250	31 500	64,3	64,4	1,83	1,82	1	Beginn der Durchschnürung der Zelle.
= 50 = 27 = 10	L = 97 Br = 32 D = 9	13 500	27 936	67,8	70,3	2,14	2,07	1,03	

Besprechen wir genauer die Einzelergebnisse dieser Tabelle.

Zuerst fällt es ins Auge, daß die Teilungsgröße der einzelnen Tiere nicht absolut konstant ist, sondern in gewissen Grenzen schwankt. Z. B. das Tier Nr. 20 hat sich bei folgender Größe des Plasmas: Länge = 126, Breite = 77, Dicke = 60, Volumen (ohne Kern) = 571 120, geteilt, das Tier Nr. 34 bei einer andern: Länge = 140,

Datum	Plasma-dimension	Kern-dimension	Volumen des Plasmas	Volumen des Kernes	Kern-plasma-relation	Bemerkungen
21. XII. 06 $10.^{5}$ Vorm.	L = 130 Br = 70 D = 60	L = 44 Br = 24 D = 8	Vpl = 546 000 Vpl − Vk = 537 552	8 448	63,6	
21. XII. 06 $10.^{12}$ Vorm.	L = 126 Br = 70 D = 70	L = 41 Br = 23 D = 9	Vpl = 615 400 Vpl − Vk = 606 913	8 487	71,5	
19. XII. 06 $9.^{7}$ Vorm.	L = 115 Br = 70 D = 62	L = 43 Br = 21 D = 8	Vpl = 499 100 Vpl − Vk = 491 876	7 224	68,08	
19. XII. 06 $3.^{25}$ Nachm.	L = 127 Br = 70 D = 60	L = 40 Br = 21 D = 9	Vpl = 533 400 Vpl − Vk = 525 840	7 560	69	
19. XII. 06 $9.^{7}$ Vorm.	L = 118 Br = 70 D = 60	L = 40 Br = 23 D = 8	Vpl = 495 600 Vpl − Vk = 488 240	7 360	66,3	
19. XII. 06 $9.^{30}$ Vorm.	L = 134 Br = 69 D = 60	L = 41 Br = 20 D = 9	Vpl = 554 760 Vpl − Vk = 547 380	7 380	74,1	
19. XII. 06 $9.^{27}$ Vorm.	L = 120 Br = 75 D = 60	L = 44 Br = 23 D = 8	Vpl = 540 000 Vpl − Vk = 531 848	8 152	65	
3. XII. 06 $6.^{45}$ Nachm.	L = 140 Br = 75 D = 70	L = 60 Br = 30 D = 6	Vpl = 724 200 Vpl − Vk = 713 400	10 800	66	
5. XII. 06 2 Nach- mitternacht	L = 130 Br = 85 D = 60	L = 50 Br = 25 D = 11	Vpl = 827 000 Vpl − Vk = 813 250	13 750	59,15	
5. XII. 06 $1.^{45}$ Nach- mitternacht	L = 130 Br = 80 D = 70	L = 47 Br = 27 D = 9	Vpl = 728 000 Vpl − Vk = 716 579	11 421	62,7	

Breite = 95, Dicke = 80, Volumen (ohne Kern) = 1113250, ziemlich von der zuerst angeführten abweichend. Diese Größenschwankungen sind in jeder Protozoenkultur vorhanden. Und zwar merkt man folgendes Verhalten. Ist die betreffende Kultur nur mit einem Ausgangstier angelegt worden, dann pflegen die Größenverhältnisse in einer bestimmten Zeit fast die gleichen, mit nur geringen Abweichungen, in der ganzen Kultur zu sein. Solch eine *Frontonia*-Kultur habe ich vom 25. November bis 23. Dezember geführt. Die von dieser Kultur an einem und demselben Tage abgetöteten Tiere zeigen nur kleine Schwankungen in der Größe, wie die Zahlen der Tabelle S. 268 zeigen.

Die von derselben Kultur, aber nach einem Zwischenraum von 2—3 Wochen abgetöteten Tiere zeigen im Vergleich zu den ersteren merklich größere Schwankungen (vergleiehe die Tiere am 3. XII. und am 19. XII.).

Dies fällt besonders in einer anderen Kultur auf. Diese legte ich zwar am 10. Januar 1907 mit mehreren (5) Ausgangstieren an, aber alle diese Tiere stammten aus einem alten, vor 4 Monaten geholten Material des Zoologischen Institutes. In diesem Zwischenraum konnten sich die, bei den in gleichen Existenzbedingungen lebenden Tieren vorhandenen, scharfen individuellen Untersehiede allmählich ausgleichen, und man kann deshalb annehmen, daß die Zustände der am 10. Januar angelegten Kultur annähernd die gleichen wie in einer von nur einem Ausgangstier stammenden Kultur gewesen sind. In dieser Kultur veränderte sich mit der Zeit die Größe der Tiere, wie aus der Tabelle S. 270 zu ersehen ist.

Man merkt, daß nach Perioden, bei welchen die Größe der Tiere 2—3 Wochen lang fast konstant, abgesehen von den geringeren Größensehwankungen, bleibt, Perioden eintreten, in welchen die Tiere merklich kleiner werden. Dieser Zustand dauert 2—3 Tage, nach welcher Zeit die Tiere wieder die normale Größe einnehmen. (Beachte in der Tabelle die Größe der Tiere vor und nach 1. II. 07.) Das von diesen Perioden (d. h. wo die Tiere auffallend klein waren) stammende Material habe ich bei der Aufstellung der Tabelle für das Wachstum der Tiere zwischen zwei nacheinanderfolgenden Teilungen nicht benutzt, da diese ungewöhnliehen Zahlen störend auf die Feststellung der mittleren Größe eingewirkt hätten. Diese Tiere zeigen außerdem ein abweichendes Verhalten in bezug auf die Kerne, auf dessen Besprechung ich gleich eingehen werde.

Wenn wir die normale Schwankung der Kerngröße mit derjenigen des Plasmas vergleichen, so fällt es gleieh ins Auge, daß

Datum	Plasma-dimension	Kern-dimension	Volumen des Plasmas	Volumen des Kernes	Kern-plasma-relation	Bemerkungen
16. I. 07	L = 126	L = 45	Vpl = 582 120	9 000	65	
8.17 Vorm.	Br = 77	Br = 20	Vpl — Vk = 571 120			
	D = 60	D = 10				
22. I. 07	L = 135	L = 42	Vpl = 708 750	10 500	66,4	
10.7 Vorm.	Br = 75	Br = 25	Vpl — Vk = 698 250			
	D = 70	D = 10				
1. II. 07	L = 118	L = 41	Vpl = 586 460	9 840	58	Austritt von Chromatin aus dem Kerne.
10.35 Vorm.	Br = 71	Br = 20	Vpl — Vk = 576 620			
	D = 70	D = 12				
1. II. 07	L = 111	L = 45	Vpl = 497 280	10 350	47	
9 Vorm.	Br = 64	Br = 23	Vpl — Vk = 486 930			
	D = 70	D = 10				
1. II. 07	L = 93	L = 39	Vpl = 405 015	9 360	41,2	
11.55 Vorm.	Br = 67	Br = 24	Vpl — Vk = 395 655			
	D = 65	D = 10				
1. II. 07	L = 103	L = 36	Vpl = 490 280	9 504	50,5	
11.50 Vorm.	Br = 70	Br = 24	Vpl — Vk = 480 776			
	D = 61	D = 11				
2. II. 07	L = 117	L = 38	Vpl = 573 300	7 980	70,8	
10.35 Vorm.	Br = 70	Br = 21	Vpl — Vk = 565 320			
	D = 70	D = 10				
5. II. 07	L = 153	L = 40	Vpl = 985 320	14 400	67,3	
11.24 Vorm.	Br = 92	Br = 30	Vpl — Vk = 970 920			
	D = 70	D = 12				
6. II. 07	L = 158	L = 45	Vpl = 934 570	12 870	71,5	
7.17 Nachm.	Br = 91	Br = 26	Vpl — Vk = 921 700			
	D = 65	D = 11				
8. II. 07	L = 138	L = 55	Vpl = 938 400	12 650	73	
3.25 Nach-mitternacht	Br = 85	Br = 23	Vpl — Vk = 925 750			
	D = 80	D = 10				
12. II. 07	L = 148	L = 50	Vpl = 901 320	13 500	65,7	
9.2 Vorm.	Br = 87	Br = 27	Vpl — Vk = 887 820			
	D = 70	D = 10				
14. II. 07	L = 140	L = 50	Vpl = 1 130 500	17 250	64,3	
2.30 Nachm.	Br = 95	Br = 23	Vpl — Vk = 1 113 250			
	D = 80	D = 15				

Datum	Plasma-dimension	Kern-dimension	Volumen des Plasmas	Volumen des Kernes	Kern-plasma-relation	Bemerkungen
15. II. 07	L = 140	L = 48	Vpl = 860 500	12 480	67,1	
6.45 Nachm.	Br = 81	Br = 26	Vpl — Vk = 848 020			
	D = 75	D = 10				
16. II. 07	L = 145	L = 53	Vpl = 861 300	12 720	66	
3.36 Nach-	Br = 90	Br = 24	Vpl — Vk = 848 580			
mitternacht	D = 66	D = 10				
16. II. 07	L = 126	L = 58	Vpl = 857 304	12 048	70	
5.40 Früh	Br = 81	Br = 26	Vpl — Vk = 845 256			
	D = 84	D = 8				
18. II. 07	L = 126	L = 48	Vpl = 866 880	12 672	67,4	
9.5 Vorm.	Br = 86	Br = 24	Vpl — Vk = 854 208			
	D = 80	D = 11				

ein hoher Grad von Abhängigkeit zwischen der Umänderung dieser zwei Zellbestandteile besteht. Zeigt das Plasma eine höhere Größe, so steigt auch die Größe des Kernes. Umgekehrt, wird das Plasma kleiner als die mittlere Norm, so zeigt solch ein Tier auch einen entsprechend kleineren Kern. Diese voneinander abhängigen Größenschwankungen treten beim genauen Durchsehen der Zahlen der vorhergehenden Tabellen sehr deutlich hervor. Ich werde nur ein paar Zahlen herausgreifen.

Datum	Plasma-dimension	Kern-dimension	Volumen des Plasmas	Volumen des Kernes	Kern-plasma-relation	Bemerkungen
2. II. 07	L = 117	L = 38	Vpl = 573 300	**7 980**	**70,8**	Bei dieser sowie auch bei der vorhergehenden Tabelle sind ausschließlich die vorderen Tiere zur Messung benutzt worden.
10.35 Vorm.	Br = 70	Br = 21	Vpl — Vk = **565 320**			
	D = 70	D = 10				
19. XII. 06	L = 115	L = 43	Vpl = 499 100	**7 224**	**68,08**	
9.7 Vorm.	Br = 70	Br = 21	Vpl — Vk = **491 876**			
	D = 62	D = 8				
22. I. 07	L = 135	L = 42	Vpl = 708 750	**10 500**	**66,4**	
10.7 Vorm.	Br = 75	Br = 25	Vpl — Vk = **698 250**			
	D = 70	D = 10				
5. II. 07	L = 153	L = 40	Vpl = 985 320	**14 400**	**67,3**	
11.24 Vorm.	Br = 92	Br = 30	Vpl — Vk = **970 920**			
	D = 70	D = 12				
14. III. 07	L = 140	L = 50	Vpl = 1 130 500	**17 250**	**64,3**	
2.30 Nachm.	Br = 95	Br = 23	Vpl — Vk = **1113250**			
	D = 80	D = 15				

Rechnen wir nun das Verhältnis vom Kern zum Plasma aus, so bekommen wir den mittleren Koeffizient 67, um welche Zahl die Kernplasmarelation für *Frontonia* in der Temperatur von 25° C schwankt. Diese Schwankungen hängen größtenteils mit den unvermeidlichen Fehlern bei der Messung zusammen. Sie sind aber zum Teil auch der Ausdruck von wirklichen kleinen Schwankungen, welchen die Kernplasmarelation unterworfen ist. Diese hängen mit dem verschiedenen Zustand der einzelnen Tiere zusammen. Hier muß ich aber die Verhältnisse genauer darstellen.

Wie ich es in einer andern meiner Arbeiten (»Depression der Protozoenzelle und der Geschlechtszellen der Metazoen«) eingehend ausgeführt habe[1]), treten bei den Protozoenkulturen Perioden ein, bei welchen der Kern eine ungewöhnliche Größenzunahme erfährt: das sind die Depressionsperioden. Diese stark markierten Perioden werden bis zu einem gewissen Grade durch allmähliche Steigerung der Größe des Kernes, infolge andauernder Funktion, zuungunsten des Protoplasmas herbeigeführt. Solange dieses Kernanwachsen bestimmte Grenzen noch nicht überschritten hat, funktioniert die Zelle normal weiter. Ist diese normale Grenze der Kernplasmarelation, welche für jede Zellenart eine verschiedene ist, überschritten, so kommt die Zelle in einen abnormen Zustand, in welchem eine rasche Kernvergrößerung bemerkbar wird. Sehen wir nun, wie sich diese allmähliche Umänderung der Kerngröße zu den oben verzeichneten Schwankungen der Kernplasmarelation verhält.

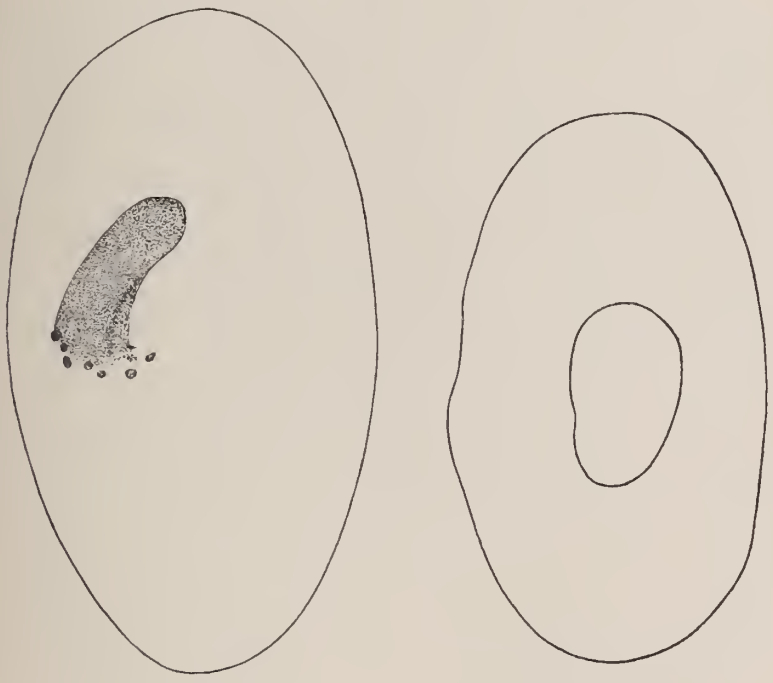
Zur Feststellung des Kern- und Plasmawachstums habe ich Tiere von verschiedenen Momenten zwischen zwei Depressionsperioden benutzt. Es ist dann selbstverständlich, daß der Zustand der Tiere in bezug auf die Kernplasmarelation nicht immer der gleiche bleiben wird, sondern die Kernplasmarelation, von dem Moment nach einer schwachen Depression beginnend, bis nach dem darauffolgenden Depressionszustand allmählich eine schwache Verschiebung zugunsten des Kernes aufweisen wird, d. h. die Kerne werden in dieser Zeitperiode im Verhältnis zum Protoplasma allmählich größer werden.[2]) Schließlich führt diese allmähliche andauernde Verschiebung der Kern-

[1]) Genaue Literaturangaben siehe in der betreffenden Arbeit selbst.

[2]) Den hieraus sich ergebenden Unterschieden in dem Kernplasmarelationszustand des Messungsmaterials kann man nicht begegnen, da es unmöglich ist, alle Stadien, welche für die Feststellung des Kern- und Plasmawachstums nötig sind, an ein und demselben Tag, z. B. gleich nach einer schwachen Depressionsperiode, zu bekommen.

plasmarelation zugunsten des Kernes zu Zuständen über, welche, mit dem Ausgangszustand der Kernplasmarelation (wie es gleich nach einer schwachen Depression gegeben ist) verglichen, beträchtliche Abweichungen zeigen (vgl. Tabelle S. 270—271). Die Kerne werden im Verhältnis zum Protoplasma bedeutend größer. Die Funktion der Zelle erfährt dadurch eine Störung, welche in dem nicht genügenden Anwachsen des Protoplasmas zum Ausdruck kommt. So ent-

Fig. 5. Fig. 5*a*.



stehen die von Zeit zu Zeit wiederkehrenden Perioden, bei welchen die Tiere beträchtlich kleiner sind und einen verhältnismäßig größeren Kern als gewöhnlich aufweisen (siehe die Tabelle S. 270—271).

Für die Richtigkeit dieser Deutung, d. h. daß die in der Kultur wiederkehrenden Perioden, in welchen die Tierchen auffallend klein sind, schwachen Depressionsperioden entsprechen, spricht nicht nur die stark zugunsten des Kernes veränderte Kernplasmarelation (dieselbe beträgt in diesen Perioden statt 67—70 nur 58, 50,5, 47, 41,2 usw.), sondern auch Vorgänge, die ich gleich anführen will. Während der Wachstumsperiode dieser kleinen Tiere konnte ich be-

merken, daß manchmal (in zwei Fällen) die Kernmembran an einer Stelle aufgelöst war und daß von dort aus feine Chromatinstränge ins Plasma austraten — hier Chromidien bildend (Fig. 5). Hier haben wir einen Prozeß vor uns, welcher eine Verminderung des Kernes herbeiführt, indem das in Form von Chromidien ausgetretene Chromatin später vom Plasma resorbiert wird. Einen ganz ähnlichen Chromidienbildungsprozeß habe ich früher bei den in starker De-

Fig. 5*a*.

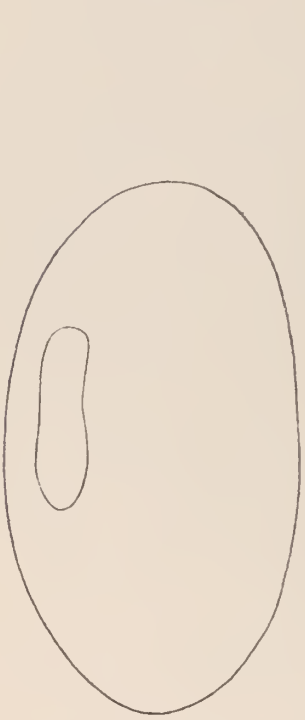


Fig. 5*b*.

pression sich befindenden Paramaecien- und Stylonychienkulturen beschrieben. Auch dort führte dieser Prozeß zu einer Kernverminderung und einer nachfolgenden Erholung der Kultur. Außer diesen Größenschwankungen der Tiere und der Kernplasmarelation, welche sich im Laufe der Zeit in einer und derselben Kultur bemerkbar machen, zeigt sogar die von einem Ausgangstier angelegte Kultur außerdem Schwankungen bei an ein und demselben Tage abgetöteten Tieren (vergleiche die diesbezüglichen Zahlen bei allen vorhergehenden Tabellen). Hier können manchmal beträchtliche Unterschiede in der

Größe der Tiere auftreten, welche ganz anderer Ursache als den früher besprochenen Größenschwankungen zuzuschreiben sind. In allen diesen Fällen fällt auf, daß trotz der verschiedenen Größe der Tiere die Kernplasmarelation annähernd die gleiche bleibt. Diese Schwankungen sind den manchmal vorkommenden Unregelmäßig-

Fig. 5*b*.

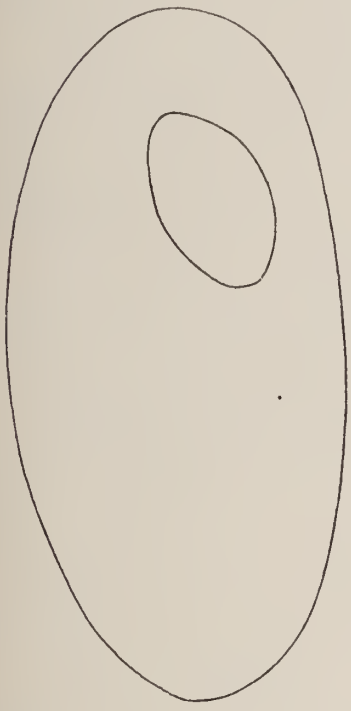
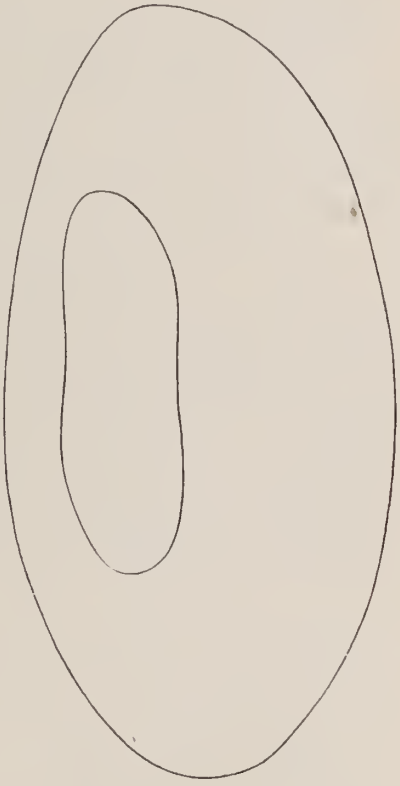


Fig. 5*c*.



keiten bei der Kernteilung zuzuschreiben (vergleiche die Tabellen für die Größenschwankungen der Tochtertiere), wie ich es später näher auseinandersetzen werde.

Im Laufe einer Kultur sind nach dem Vorhergesagten dreierlei Größenschwankungen der Tiere auseinander zu halten:

1. Größenschwankungen, welche mit den Depressionsperioden zusammenhängen. Die Tiere zeigen während derselben eine ausgesprochene Abnahme der Körpergröße und eine zugunsten des Kernes verschobene Kernplasmarelation.

2. Schwankungen, welche im Laufe der Kultur zwischen zwei Depressionsperioden bemerkbar sind. In diesem Fall zeigen die Tiere eine mit der Zeit allmählich zugunsten des Kernes sich verschiebende Kernplasmarelation.

3. Größenschwankungen, welche durch zufällig ungleichmäßige Teilung des Kernes bedingt werden.

Kehren wir jetzt zur Betrachtung der Tabelle zurück.

Wenn wir die allmähliche Umänderung des Wachstums sowohl des Kernes wie auch des Plasmas genauer verfolgen, so ist zu bemerken, daß das Plasma gleich nach der Teilung gleichmäßig zu wachsen anfängt, der Kern dagegen zuerst eine Verminderung seines Volumens zeigt. Die Verminderung erreicht ihr Maximum etwa in der zweiten Stunde nach der Teilung, von welchem Moment ab der Kern langsam zu wachsen beginnt, um ca. 5 Stunden nach der Teilung die Ausgangsgröße zu erreichen (siehe Tabelle S. 260—267). Inzwischen ist das Plasma weiter gewachsen. Die Feststellung der Kernplasmarelation zeigt infolgedessen eine starke Verschiebung zugunsten des Plasmas. So ist z. B. für das Tier Nr. 9 die Kernplasmarelation von 66,4 nach 4 Stunden bis zu 86,55 angewachsen. Für das Tier Nr. 10 ist nach 5 Stunden die Kernplasmarelation von 67,3 auf 80,7 gestiegen usw. Das gleiche finden wir auch bei den andern Tieren (vergleiche die Tabelle). Diese fortwährende Verschiebung der Kernplasmarelation zugunsten des Plasmas ist auch in den späteren Stadien zu beobachten. Sie ist dadurch bedingt, daß der Kern viel langsamer als das Plasma wächst. Zum Beispiel, um nur einige Zahlen herauszugreifen, in der 5. Stunde ist das Plasma auf 1,3 ausgewachsen, der Kern dagegen nur auf 1,05[1]); in der 8. Stunde ist das Plasma auf ca. 1,6 angewachsen, der Kern auf 1,15; in der 13. Stunde ist das Plasma auf 1,8 angewachsen, der Kern erst auf 1,24, oder von der 8. bis 13. Stunde hat sich das Plasma um 0,2 vergrößert, der Kern dagegen nur um 0,09. In der 15. Stunde ist das Plasma fast auf das Doppelte (auf ca. 1,95) angewachsen, der Kern um 0,3 seiner ursprünglichen Masse größer geworden, oder in der 15. Stunde hat sich schon die Kernplasmarelation von ca. 61 auf 100 verschoben. In diesem Moment (zwischen der 14. und 15. Stunde) hat die Zelle im Verhältnis zum Proto-

[1]) Die Größe des Plasmas und des Kernes des Vergleichstieres gleich 1 angenommen.

plasma den kleinsten Kern. Von diesem Punkt an beginnt der Kern auf einmal sehr stark zu wachsen, und infolgedessen beginnt die so stark zugunsten des Plasmas verschobene Kernplasmarelation von neuem rückgängig zu werden. In der 16. Stunde sehen wir den Kern schon um 0,45—0,5 seiner ursprünglichen Größe angewachsen, das Plasma um 0,95, d. h. in einem Intervall von 1 Stunde zeigt der Kern ein Anwachsen von 0,15—0,2, das Plasma dagegen nur von ca. 0,07. Das Wachstumstempo des Plasmas wird kaum beschleunigt. In der 17. Stunde sind der Kern sowie das Plasma schon auf das Zweifache ihrer ursprünglichen Größe angewachsen [1]).

Das Ausrechnen der Umänderungen der Kernplasmarelation für diese letzten 2 Stunden ergibt ein enorm starkes Verschieben derselben zugunsten des Kernes. Von ca. 100, wie die Kernplasmarelation zwischen der 14. und 15. Stunde betrug, wird sie in der 16. Stunde ca. 90, um sich in der 17. Stunde mit der Ausgangskernplasmarelation (ca. 67—70) auszugleichen [2]).

Kurz vor diesem Moment beginnt schon die Durchschnürung des inzwischen bandförmig ausgezogenen Kernes in der Mitte. Gleich darauf wird die Durchschnürungsfurche am Plasma angelegt, und nach 30—40 Minuten teilt sich die Zelle in zwei Hälften. Die Teilung des Kernes geht derjenigen des Plasmas ziemlich voraus. Der Kern ist schon durchgeschnürt, bevor die Einkerbung des Plasmas die Mitte der Körperdicke erreicht hat. Von diesem Moment ab geht die Durchschnürung bis zur vollständigen Trennung der beiden Teilhälften rascher vor sich.

Graphisch lassen sich die gewonnenen Resultate folgendermaßen darstellen. Auf der Ordinate *AB* (Kurven Fig. 6—10) habe ich die

---

[1]) Das Übergehen des Kernes in die Periode des starken Wachstums ist besonders dadurch ausgezeichnet, daß unmittelbar vor dieser Periode der gewöhnlich ovale Kern eine mehr gedrungene und kompakte Gestalt annimmt. Nach diesem Moment beginnt der Kern rasch sich der Länge nach auszuziehen. Die bei den andern Infusorien gewöhnlich in dieser letzten Periode zusammenfallenden Umänderungen der Mikronuclei (Spindelbildung, Teilung) sind bei *Frontonia* nicht so augenfällig, da die Mikronuclei in großer Zahl (drei bis sechs) und sehr klein sind.

[2]) Das langsame Wachstum des Kernes im Verhältnis zum Protoplasma ist auch aus der Zusammenstellung der folgenden drei Stadien (Fig. 5 *a*, *b*, *c*), welche:

1. eine *Frontonia* gleich nach der Teilung (*a*) (von der Seite und von oben gesehen),
2. eine kurz vor der Teilung (*b*) (von der Seite und von oben) und
3. eine im Augenblick der Teilung (*c*) darstellen, zu ersehen.

Größe des Anwachsens (des Plasmas oder des Kernes), auf der Abszisse AC die Zeit in je 1 Stunde Intervall eingetragen.

Die nach den früher eingehend erörterten Umrechnungen (siehe S. 251) gewonnenen Zahlen für das Wachstum des Plasmas auf die Koordinaten vermerkt, ergeben eine Kurve (Fig. 6[1] oder Fig. 6*a*, die auf die mittleren Werte der Kurve Fig. 6 ausgerechnet ist), welche, von dem Punkt 1 (die Plasmagröße gleich nach der Teilung) beginnend, allmählich, nach 17 Stunden, bis zu dem Punkt 2 aufsteigt. In diesem Moment ist das Plasma auf das Doppelte der Masse angewachsen, welche das eben aus der Teilung hervorgegangene Tier besaß. Hier setzt die Teilung der Zelle ein.

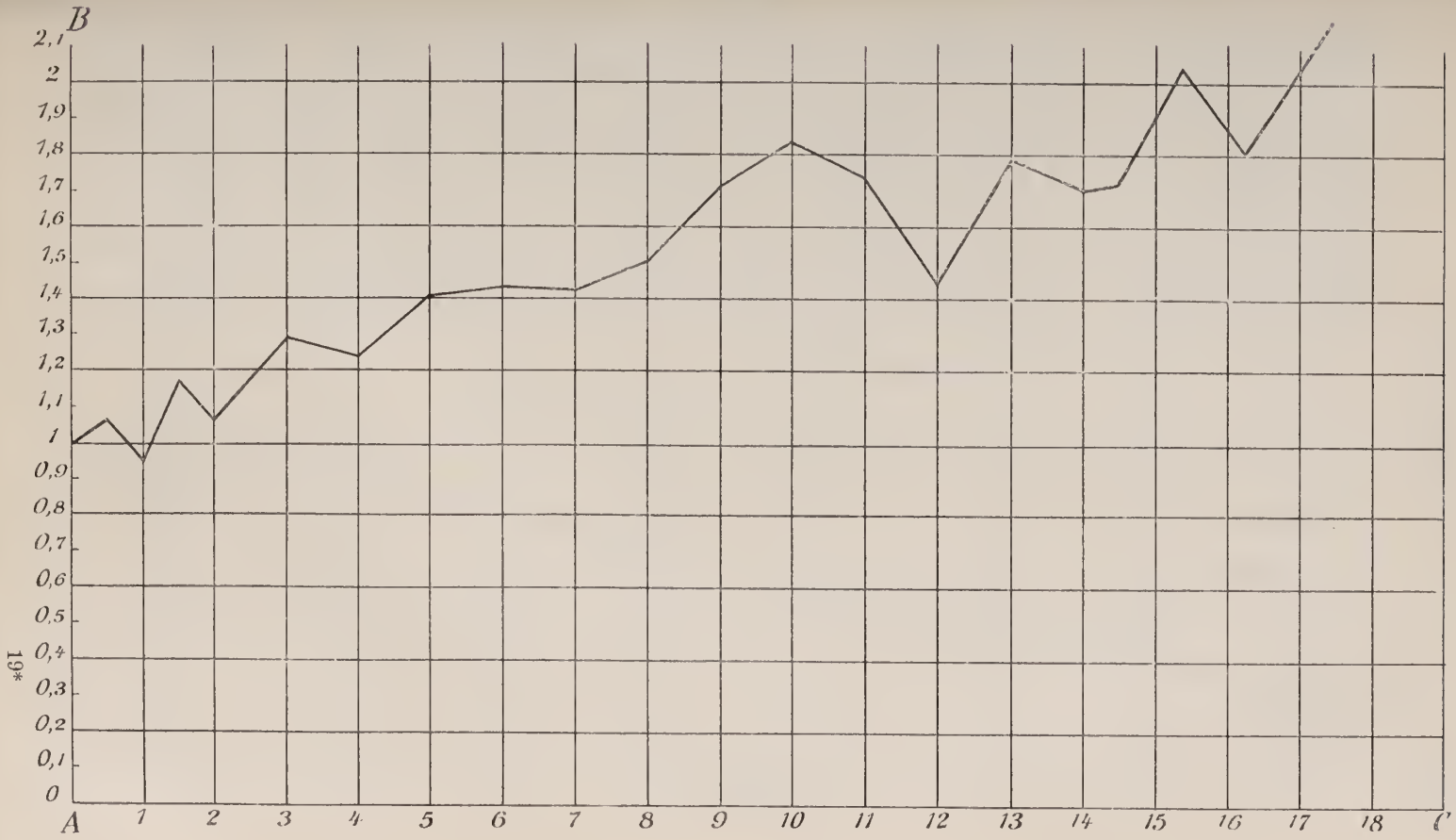
Etwas komplizierter gestaltet sich die Kurve, welche das Wachstum des Kernes veranschaulicht.

Von dem Punkt 1 (die Kerngröße gleich nach der Teilung) beginnend, sinkt zuerst die Kernkurve (Fig. 7[1] oder Fig. 7*a*, welche dieselbe Kurve auf die mittleren Größen ausgerechnet darstellt) unter die Abszisse AC hinab, entsprechend der durch die Messungen konstatierten Verminderung des Kernvolumens. Gegen die 2. Stunde nach der Teilung erreicht das Hinabsteigen seinen tiefsten Punkt. Von dort ab beginnt die Kurve wieder allmählich aufzusteigen. Gegen die 5. Stunde nach der Teilung berührt die Kurve die Abszisse. In diesem Moment zeigt der Kern wieder die ursprüngliche Größe, wie sie gleich nach der Teilung gegeben war. Von diesem Punkt ab steigt die Kurve auf der positiven Seite der Abszisse. Das nach der 2. Stunde nach der Teilung begonnene langsame Wachstum dauert bis zu der 15. Stunde, von welchem Moment an die Kernwachstumskurve sehr steil in die Höhe steigt. In der 17. Stunde ist die Kernmasse auf das Doppelte ihrer ursprünglichen Größe angewachsen. In diesem Moment beginnt die Durchschnürung des Kernes.

In Fig. 8 habe ich die beiden Kurven von einem gemeinsamen Nullpunkt ausgehend gedacht dargestellt. In dieser Zusammenstellung treten die Eigentümlichkeiten des Kern- und Plasmawachstums noch deutlicher hervor. Vor allem fällt ins Auge das allmäh-

[1] Der anscheinend wellenförmige Verlauf dieser Kurve beruht darauf, daß für ihre Zusammenstellung, wie schon früher erwähnt, Messungen von einer großen Zahl von Tieren benutzt worden sind. Es ist klar, daß solch ein Verfahren (siehe die früheren diesbezüglichen Erörterungen) auch bei der größtmöglichen Genauigkeit zu kleinen Schwankungen in den Zahlen führen wird. Die Wachstumsrichtung der Kurve tritt aber trotzdem ohne weiteres hervor.

Fig. 6.


B
2,1
2
1,9
1,8
1,7
1,6
1,5
1,4
1,3
1,2
1,1
1
0,9
0,8
0,7
0,6
0,5
0,4
0,3
0,2
0,1
0
A
1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12
13
14
15
16
17
18
C

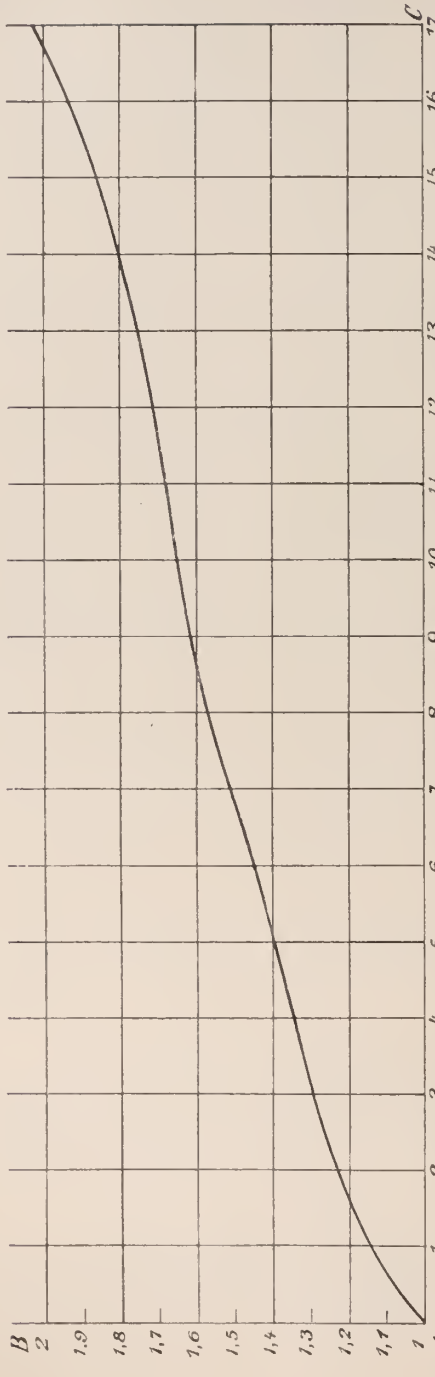


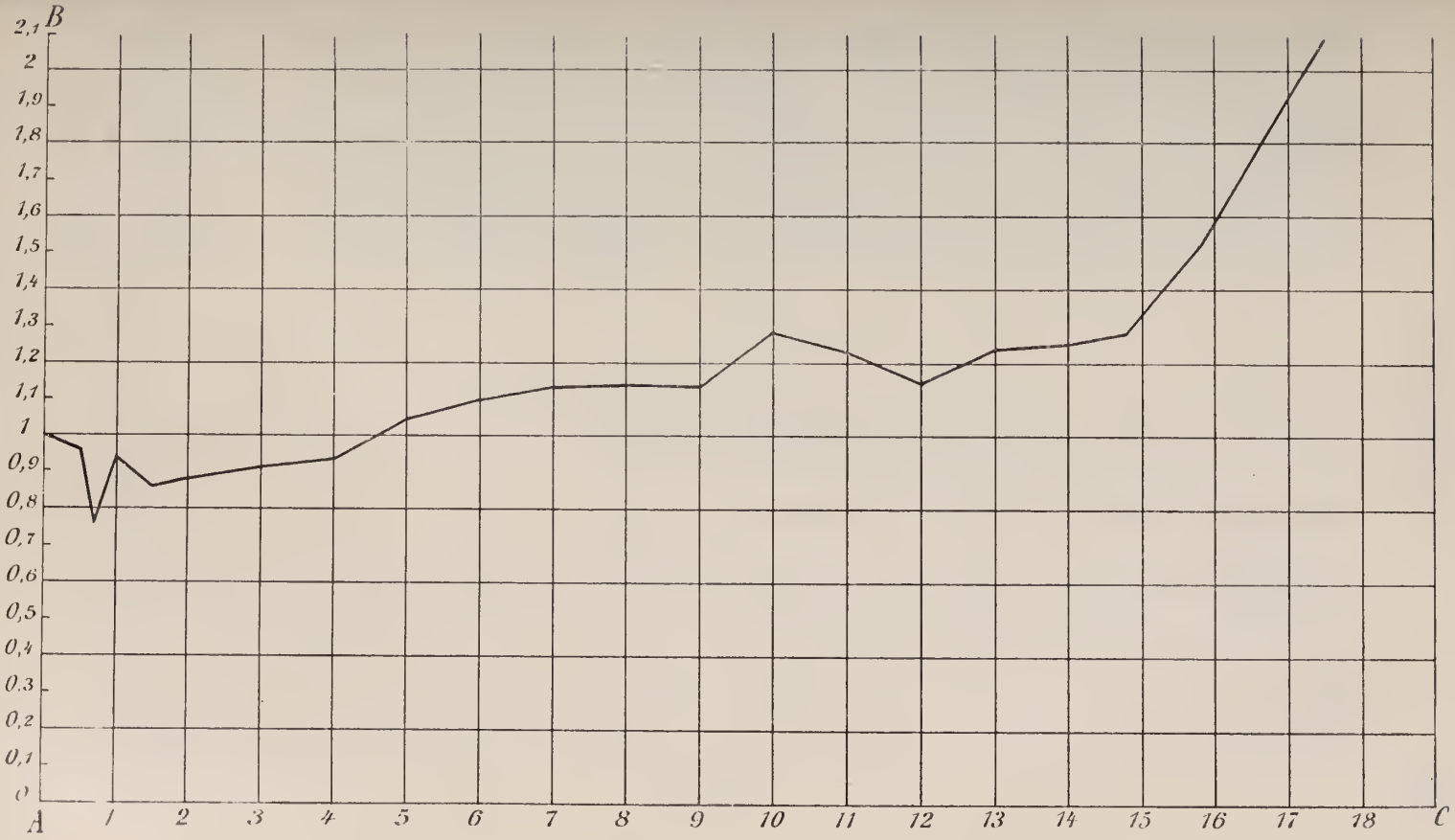
Fig. 6a.

liche Anwachsen der Kernplasmarelation zugunsten des Protoplasmas, der Höhepunkt dieses Anwachsens (in der 15. Stunde) und die nachträgliche rasche Umänderung der Kernplasmarelation in umgekehrtem Sinne (in der 16. und 17. Stunde).

In Fig. 9 habe ich versucht, die Ausgangspunkte der Plasma- und Kernkurven richtiger einzutragen, indem ich die nach der Teilung vorhandene Kernplasmarelation berücksichtigte. Die Ausgangskernplasmarelation — 67 — habe ich durch einen Abstand — *ab* — der Ausgangspunkte der Plasma- und Kernkurven einzutragen versucht. Man merkt, daß im Laufe des Wachstums der Abstand der beiden Kurven immer größer wird, in der 15. Stunde seinen Höhepunkt erreicht, um gleich darauf sich stark zu vermindern. Den Messungen gemäß ist hier auch zu bemerken, daß die beiden Endpunkte der Kurven fast den gleichen Abstand — *cd* — aufweisen wie die Anfangspunkte.

Aus den bisher besprochenen Kurven geht sowohl das Wachstum des Kernes wie auch dasjenige des Plasmas zur Genüge deutlich hervor. Durch den jeweiligen

Fig. 7.


B
2,1
2
1,9
1,8
1,7
1,6
1,5
1,4
1,3
1,2
1,1
1
0,9
0,8
0,7
0,6
0,5
0,4
0,3
0,2
0,1
0
A
1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12
13
14
15
16
17
18
C

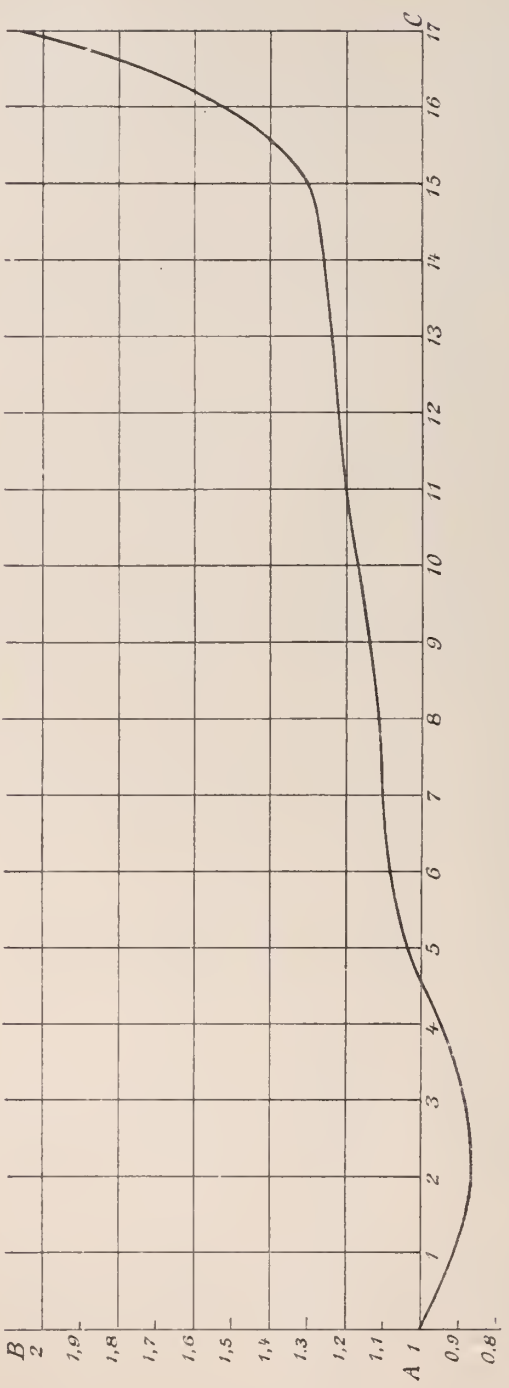


Fig. 7a.

Abstand dieser zwei Kurven kommt auch das Variieren der Kernplasmarelation zwischen zwei aufeinanderfolgenden Teilungen zum Ausdruck. Um nun diesen wichtigen Befund klarer darzustellen, habe ich die Kern- und Plasmakurven nach folgender Weise vereinigt. Für jeden einzelnen Moment nach der Teilung habe ich die Kernplasmarelation bestimmt und immer mit der Ausgangskernplasmarelation verglichen. Z. B. die Ausgangskernplasmarelation für das Tier Nr. 28 (Tabelle S. 260—267) ist 66 gewesen. 14 Stunden nach der Teilung ist dieselbe bei dem Schwestertier bis auf 100 angewachsen, d. h. die Kernplasma-Relation hat sich im Laufe dieser 14 Stunden um $\frac{100}{66} = \mathbf{1{,}51}$ der ursprünglichen Kernplasmarelationsgröße (1) zugunsten des Plasmas verschoben. Durch solche Umrechnungen habe ich das

Anwachsen der Kernplasmarelation für alle Momente des Zellwachstums festgestellt. Die gewonnenen Zahlen habe ich in ein nach derselben Weise wie für die oben besprochenen Kurven konstruiertes Koordinatensystem eingetragen. Nur gibt hier die Ordinate nicht das relative Anwachsen des Kernes oder des Plasmas, sondern die Veränderungen der Kernplasmarelation zwischen zwei aufeinanderfolgenden Teilungen. Auf der Abszisse sind wieder die Zeitabstände eingetragen.

Die erhaltene Kurve (Fig. 10) zeigt, von dem Ausgangspunkt (die nach der Teilung vorhandene Kernplasmarelation) beginnend, ein allmähliches und ziemlich rasches Ansteigen der Kernplasmarelation zugunsten des Plasmas, was bis zu der 15. Stunde nach der Teilung anhält[1]). In

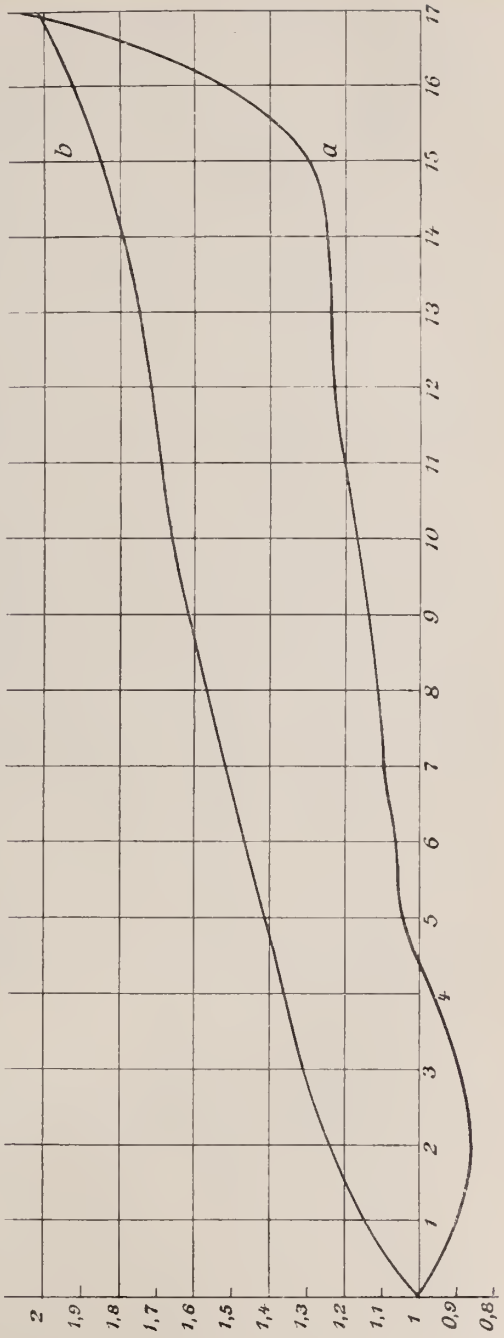


Fig. 8.

[1]) Das in den ersten vier Stunden bemerkbare rasche Ansteigen der Kurve ist durch die in diesem Zeitraum stattfindende Verminderung des Kernes bedingt.

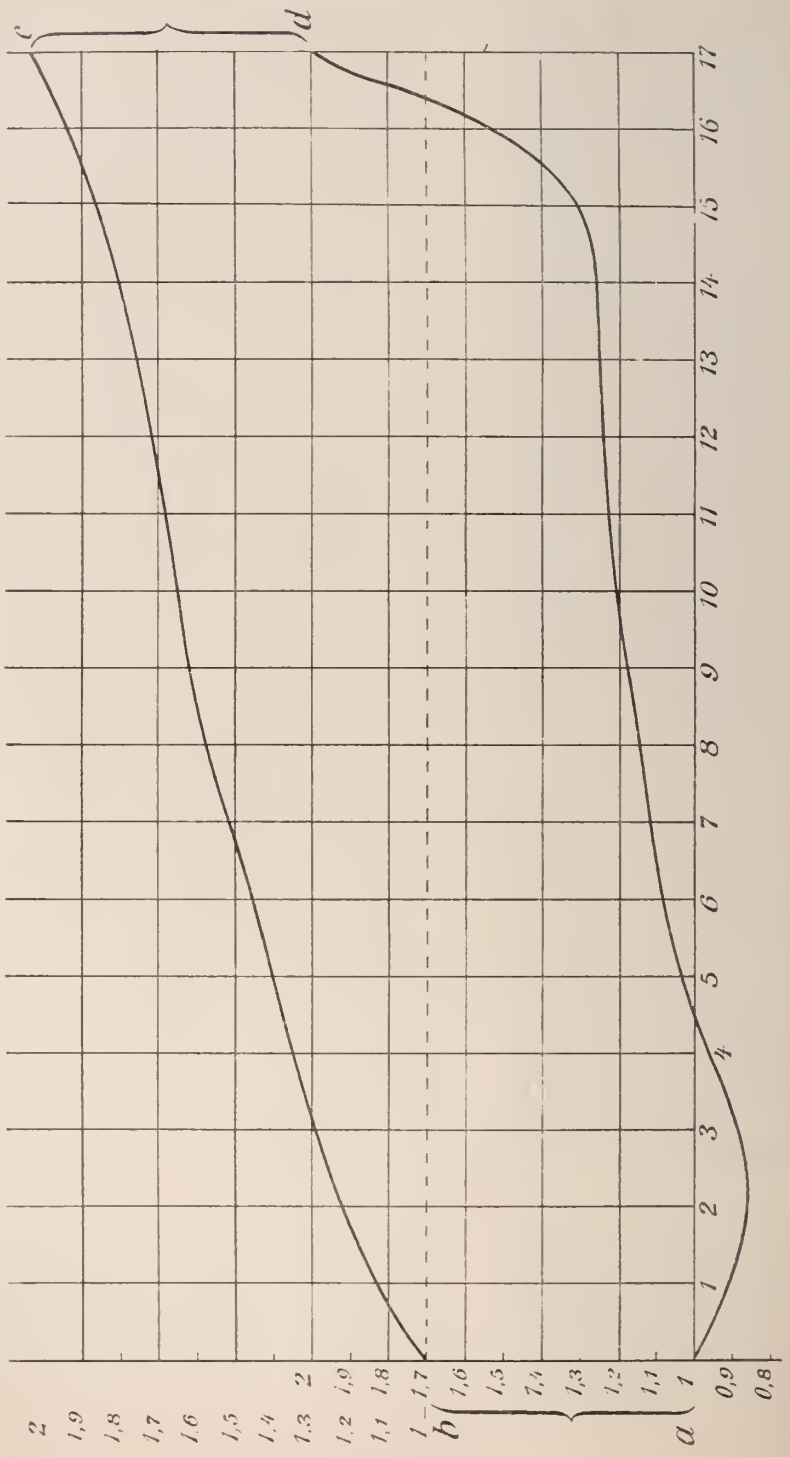

c
d
2
1,9
1,8
1,7
1,6
1,5
1,4
1,3
1,2
1,1
1
b
a
0,9
0,8
1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12
13
14
15
16
17

Fig. 9.

diesem Moment erreicht die Kurve ihren Höhepunkt, welcher mit dem relativ kleinsten Kerne im Verhältnis zur Plasmamasse zusammenfällt. Von diesem Moment ab zeigt die Kurve einen genau entgegengesetzten Verlauf als die des Kernwachstums. Sowie die Kernwachstumskurve von dem Moment des relativ kleinsten Kernes ab plötzlich sehr steil nach oben steigt und die Grenze 2 der Ordinate (den Punkt des doppelten Anwachsens von der Ausgangsgröße) erreicht, zeigt umgekehrt die Kernplasmarelationskurve von diesem Moment ab einen steilen Abstieg. In der 17. Stunde erreicht die Kernplasmarelation die Ausgangsgröße. In diesem Moment berührt die Kurve wieder die Abszisse. Es beginnt die Durchschnürung der Zelle.

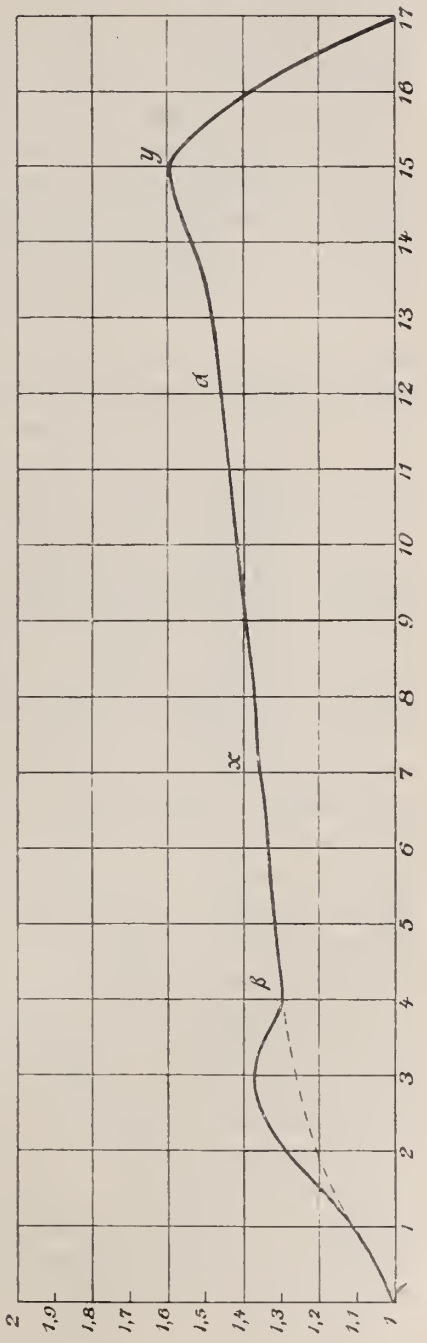


Fig. 10.

Nach diesen Beschreibungen wäre die Frage aufzuwerfen: Wie sind die durch Messungen gewonnenen Zahlen und Kurven aufzufassen?

Die an Tieren, welche soeben aus der Teilung hervorgegangen sind, ausgeführten Messungen zeigen, daß in diesem Moment das Verhältnis zwischen der Größe des Plasmas und

Dieser Abweichung in dem Verlauf der Kurve ist wohl keine große Bedeutung beizumessen, wie ich es später auseinandersetzen werde.

derjenigen des Kernes nicht etwas beliebig Variables, sondern daß dieses Verhältnis etwas Bestimmtes, Gesetzmäßiges ist. Diese Befunde bestätigen die von Richard Hertwig (1903—1907) vertretenen Ansichten über die Wechselbeziehungen von Kern und Protoplasma und über die Teilung der Zelle. Hier muß ich etwas ausholen.

Von den Untersuchungen Gerassimows (1901—1904) an *Spirogyra*, d. i. daß, wenn man durch künstliche Eingriffe die Teilung der Zelle im letzten Moment unterdrückt, eine nachfolgende Teilung erst wieder bei verdoppelter Kern- und Plasmamasse erfolgen kann, ausgehend und auf seine ausgedehnten Beobachtungen an Protozoen (*Actinosphaerium*, *Paramaecium*, *Dileptus*) gestützt, hat R. Hertwig die Lehre von der Kernplasmarelation aufgestellt. Wie bekannt, besagt diese Lehre, daß der Quotient, den man erhält, wenn man die Plasmamasse durch die Kernmasse dividiert, eine gesetzmäßige Größe ist. Solange dieses Verhältnis in geringen Grenzen schwankt, funktioniert die Zelle normal. Wird aber durch ungleichmäßiges Anwachsen des Kernes oder des Plasmas allein die Kernplasmarelation zu stark zuungunsten eines dieser Zellbestandteile verändert, gerät die Zelle in einen abnormen Zustand. Um von neuem funktionsfähig zu werden, muß die normale Kernplasmarelation wiederhergestellt werden. Diesen Grundgedanken weiter verfolgend und von der noch von ihm beobachteten Tatsache, daß kurz vor der Teilung die Zelle einen verhältnismäßig kleinen Kern aufweist, ausgehend, hat Hertwig die Zellteilung als Folge der eigentümlichen Wachstumsverhältnisse von Kern und Plasma aufzufassen gesucht. Er hat in dem Wachstum des Kernes zwei scharf voneinander zu unterscheidende Perioden postuliert: 1. Funktionelles Wachstum, welches, von der Teilung der Zelle beginnend, sich bis sehr nah der darauffolgenden Teilung erstreckt. Während dieser Periode wächst der Kern im Verhältnis zum Protoplasma sehr langsam, und es kommt infolgedessen zu einer starken Verschiebung der Kernplasmarelation zugunsten des Plasmas. Diesen Punkt hat Hertwig Kernplasmaspannung genannt und ihn als anstoßgebenden Moment für die Zellteilung betrachtet. Die unmittelbar nach dem Kernplasmaspannungsmoment ansetzende rasche Größenzunahme des Kernes, das Teilungswachstum, wie es R. Hertwig nannte, ist eine direkte Folge der stark zugunsten des Plasmas verschobenen Kernplasmarelation der Zelle. Von dem abnormen Kernplasmarelationszustand wird die Zelle durch die Teilung befreit. Die Folge derselben ist das erneute Zurückkehren der Zelle zu der ursprünglichen Kernplasmarelation. Die

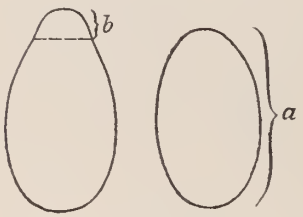
Zelle beginnt von neuem normal weiter zu funktionieren; infolgedessen kommt sie nach einiger Zeit wieder zu dem Moment, in welchem eine übermäßige Verschiebung der Kernplasmarelation zugunsten des Plasmas eingetreten ist. Die Zelle gerät abermals in einen abweichenden Zustand in bezug auf die normale Kernplasmarelation, und so wiederholen sich die früher beschriebenen Vorgänge. Die Zellteilung, wie meine Messungen es zeigen, ist infolgedessen als Ausdruck der wechselseitigen Beziehungen zwischen Kern und Plasma aufzufassen und nicht nur als Folge des Kernwachstums allein, wie man es vielfach aufzufassen gesucht hat.

Bis jetzt habe ich bei meinen Betrachtungen absichtlich etwas außer acht gelassen. Das ist die in den ersten 2—3 Stunden nach der Teilung zu beobachtende Verminderung des Kernes.

Wie ist nun dieselbe zu erklären? Wenn man die rasche Größenzunahme des Kernes bei dem Teilungswachstum berücksichtigt, liegt es sehr nahe anzunehmen, daß während desselben ein bestimmtes Quantum von Flüssigkeit aus dem Plasma aufgenommen wird. Daß aber neben diesem Prozeß auch eine starke Zunahme der Chromatinsubstanz selbst stattfindet, beweist das genau so intensive Färbungsvermögen des Kernes sowohl während des funktionellen wie auch während des Teilungswachstums. Es ist nun möglich, daß ein Teil der während des Teilungswachstums des Kernes aufgenommenen Plasmaflüssigkeit in den ersten 2 Stunden nach der Teilung vom Kerne herausgepreßt wird und infolgedessen eine schwache Volumverminderung des Kernes stattfindet. Ca. 2—3 Stunden nach der Teilung beginnt die negative Volumveränderung des Kernes allmählich nach der positiven Seite umzuschlagen. Das funktionelle Wachstum wird von diesem Moment an direkt meßbar. Es ist damit noch nicht gesagt, daß während der Volumabnahme des Kernes derselbe funktionell nicht anwächst. Sowie die Zelle sich einmal in Funktion befindet, muß auch der Kern in Anspruch genommen werden und infolgedessen auch allmählich anwachsen. Der während der ersten 4 Stunden nach der Teilung aufgestellte Teil der Kurve ist deswegen der Ausdruck zweier in entgegengesetzter Richtung verlaufender Prozesse: des funktionellen Wachstums des Kernes und der Volumabnahme desselben. Im gegebenen Moment wird nur der intensivere von diesen Prozessen zum Ausdruck kommen, bei unsrem Fall, wie die Messungen zeigen, die Volumabnahme.

Es ist weiter möglich, daß die Verkleinerung des Kernes nur eine scheinbare ist, bedingt durch die nach der Teilung eintretende schwache Umformung des Kernes. Es ist zu beobachten, daß bei der Teilung von *Frontonia* der Kern der Länge nach ausgezogen wird, während er früher eine breitere ovale Form besaß. Diese Ausziehung des Kernes erreicht ihr Maximum im letzten Moment der Kerndurchschnürung. Nach erfolgter Teilung beginnt nun der Kern allmählich eine mehr ovale Form anzunehmen. Die früher auf eine schmalere Zone — *b* — (Fig. 11) entfallende Kernmasse wird bei der Umformung des Kernes gleichmäßig auf eine größere Oberfläche — *a* — verteilt und kann infolgedessen unter die Grenze der noch durch Messung wahrnehmbaren Größenunterschiede kommen. Dieser Moment trägt in der Tat zu dem Zustandekommen der verzeichneten Kernabnahme bei. Zum Beispiel, wenn die Kerndimension nach der Teilung wie folgt ist: Länge = 42, Breite = 25, Dicke = 10; 4 Stunden nach der Teilung messe ich nunmehr: Länge = 40, Breite = 25, Dicke = 10 (Tabelle S. 260—267, Tier Nr. 9), so liegt es nicht fern, anzunehmen, daß die früher auf diese zwei Teilstriche (42—40) entfallende Kernmasse durch ihre Verlagerung auf die ganze Kernoberfläche so wenig in den andern zwei Kerndimensionen (Breite und Dicke) zum Ausdruck gekommen ist, daß sie bei der Messung nicht mehr präzis wahrgenommen werden kann. Die unter einer gewissen Größe sich abspielenden Umänderungen im Kernvolumen sind genauerer Messung nicht zugänglich.

Fig. 11.

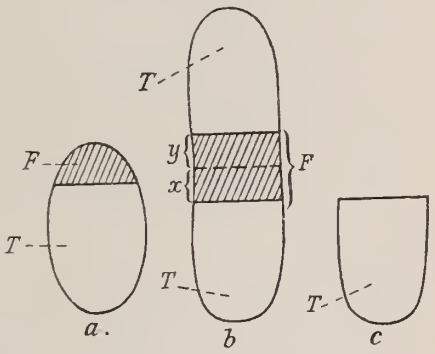


Die Auffassung, daß einerseits das Kernvolumen durch geringe Flüssigkeitsabgabe vermindert wird, daß andrerseits eine scheinbare Verkleinerung durch die Umformung des Kernes nach der Teilung stattfindet, genügt zwar, die Abnahme des Kernvolumens befriedigend zu erklären, doch ist eine weitere von R. Hertwig ausgesprochene Möglichkeit nicht ausgeschlossen: Ob nicht die Volumabnahme des Kernes der Ausdruck einer stattfindenden Resorption der Kernmasse ist?

Eine nach jeder Teilung regelmäßig wiederkehrende Resorption von Kernsubstanz kann nur zur Normierung der Kernplasmaverhältnisse beitragen (dafür sprechen die Erfahrungen an Depressionstieren, bei welchen die Kernresorption die normale Kernplasmarelation

wieder herstellt). Wäre das letztere der Fall, dann würde der Zellteilungsprozeß nicht gleich zur Normierung der Kernplasmaverhältnisse führen, sondern dies würde erst eine bestimmte Zeit nach der Teilung erreicht. Die Teilung würde dann als ein Prozeß anzusehen sein, welcher zwar die Wiederherstellung der Kernplasmarelation der Zelle ermöglicht, aber diese selbst nicht zu leisten vermag. Diese theoretischen Auseinandersetzungen können nun belanglos sein, wenn die Kurve selbst Anhaltspunkte für eine nach der Teilung erfolgende Kernresorption bietet. Vor allen Dingen ist anzunehmen, daß, sowie eine Resorption des Kernes vorhanden ist, dieselbe immer eine bestimmte Kernmasse resorbieren würde. Diese letztere muß an einer andern Stelle der Kurve irgendwie zum Ausdruck kommen. Beim Durchsehen der Kurve könnte nun der Gedanke kommen, ob nicht durch die Resorption das funktionelle Anwachsen des Kernes nach jeder Teilung rückgängig gemacht wird. Dieser letzte Fall wird von R. Hertwig angenommen. Beleuchten wir diese Möglichkeit von verschiedener Seite, um zu sehen, was für einen Verlauf die Kernteilungskurve zeigen würde, wenn diese Verhältnisse verwirklicht sein sollten.

Fig. 12.



Die gleich nach der Teilung gegebene Kerngröße, welche bei den Messungen als Ausgangsgröße gedient hat, ist das Resultat von zwei Kernwachstumsmomenten: erstens des funktionellen und zweitens des Teilungswachstums. Von hier ausgehend, habe ich übersichtlichkeitshalber in der Fig. 12 den Kern schematisch, als aus zwei ungleich großen Partien zusammengesetzt, dargestellt. Die gestrichelte Partie würde dem funktionellen Anwachsen des Kernes, die übrige dem Teilungsanwachsen desselben entsprechen. Der Kern des andern Tochtertiers muß die aus diesen zwei Kernwachstumsmomenten stammenden Kernanteile in genau demselben Verhältnis zeigen, da die zwei Kerne nur Hälften des Teilungskernes sind. Setzen wir nun voraus, daß durch die Resorption der dem funktionellen Anwachsen entsprechende Kernteil resorbiert wird: wir werden den

Kern c bekommen. Von diesem Moment ab fängt das funktionelle Wachstum an, meßbar zu werden. Denn auch hier ist es nicht anzunehmen, daß während der Dauer der Kernresorption kein funktionelles Wachstum des Kernes stattfinden wird. Dasselbe würde vielmehr, wie ich es früher auseinandergesetzt habe, durch die rascher vor sich gehende »Resorption« verdeckt bleiben. In den darauffolgenden 3 Stunden würde dann der Kern seine ursprüngliche Größe erreichen und erst während der folgenden 10 Stunden (von der fünften bis zum Moment des Teilungswachstums des Kernes [der 15. Stunde]) wieder einmal so stark funktionell anwachsen $-y$, wie in den ersten 5 Stunden $-x$ (Fig. 12b). Von vornherein ist das unwahrscheinlich, wenn man die genau so starke Tätigkeit der Zelle während dieser zwei ungleichlangen Zeitperioden berücksichtigt. Dies würde aber das theoretische Postulat der obigen Voraussetzung sein, denn sonst wären wir gezwungen anzunehmen, daß mit jeder Teilung der Zelle der zu resorbierende Kernteil immer beträchtlicher anwächst, wie aus dem Verlauf der folgenden, die Kernresorption als Vorbedingung voraussetzenden Kurve zu ersehen ist (Fig. 13).

Aus den besprochenen Messungen über die Teilung der Zelle geht hervor, daß das Kernplasmaspannungsmoment, welches durch den Abstand — ab — (Fig. 8) der Kernkurve von der Plasmakurve angegeben wird, eine konstante Größe ist. Da die Plasmakurve unverändert bleibt, so bleibt auch der Abstand des Endpunktes des funktionellen Wachstums a von der Abszisse AC konstant, im gegebenen Fall 1,3 d. h. der Kern ist im Kernplasmaspannungsmoment um 0,3 seiner ursprünglichen Masse angewachsen. Der für uns meßbare Moment des funktionellen Wachstums beginnt vom Punkt d (Fig. 13), dem niedrigsten Punkt des Absteigens der Kurve. Setzen wir nun voraus, daß die Kurve bis zu 0,9 hinuntergestiegen ist. Das funktionelle Wachstum wird demnach 0,4 betragen. Diese funktionelle Wachstumsgröße wird durch die Teilung auf zwei Tiere verteilt, von denen jedes 0,8 funktionelle Kernwachstumsmasse bekommen wird, die resorbiert werden muß. Die Kurve wird daher in der nächsten Teilung bis zu 0,8 hinuntersteigen und vor dem Teilungswachstum außerdem wieder bis zu 1,3 an der positiven Seite der Abszisse ansteigen, oder das Tier wird jetzt ein funktionelles Wachstum von 0,5 aufweisen müssen. Nach abermaliger Teilung wird die zu resorbierende Kerngröße für jedes Tochtertier schon $\frac{0,5}{2} = 0,25$ sein usw. So wird diese Größe mit jeder Teilung immer anwachsen müssen.

Fig. 13.

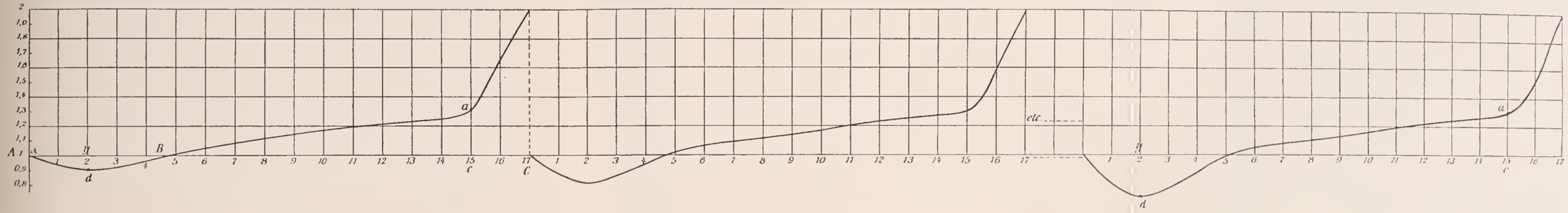
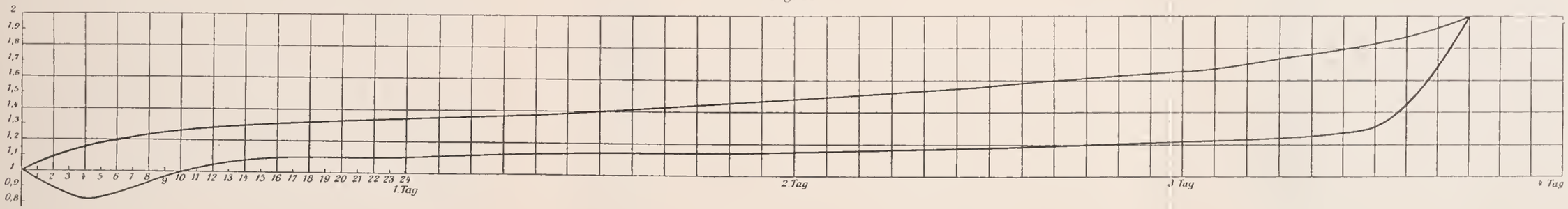

2
1,9
1,8
1,7
1,6
1,5
1,4
1,3
1,2
1,1
A 1
0,9
0,8
A
B
a
d
C
c
etc.

Fig. 14.


2
1,9
1,8
1,7
1,6
1,5
1,4
1,3
1,2
1,1
1
0,9
0,8
1 2 3 4 5 6 7 8 9 10 11 12 13 14 15 16 17 18 19 20 21 22 23 24
1. Tag
2 Tag
3 Tag
4 Tag

Für solche ausgesprochenen Unregelmäßigkeiten bieten die Teilungskurven keinen Anhaltspunkt. Eine Stabilität in dem hinuntersteigenden Schenkel der Kurve wird nur dann erreicht werden, wenn die Abstände *dy* und *ca* gleich groß werden, d. h. wenn das funktionelle Wachstum den Wert 0,6 erreicht (siehe Fig. 13). Durch diese Betrachtungen kommen wir wieder zu demselben Schluß, daß, die Resorption vorausgesetzt, eine Stabilität in der Kurve nur dann möglich sein wird, wenn das funktionelle Wachstum in zwei sehr ungleich großen Perioden (*aB* und *Bc*) durchaus gleich groß wird. Solch ein tiefes Hinuntersteigen der Kernkurve ist niemals zu beobachten. Ich bin mir natürlich bewußt, daß diese Auseinandersetzungen die Möglichkeit einer Resorption trotzdem nicht ganz ausschließen. Es könnte nämlich angenommen werden, daß die Resorption des Kernes während des ganzen Wachstums desselben stattfindet. In den ersten Stunden geht aber der Resorptionsprozeß rascher vor sich und überholt deswegen das funktionelle Kernwachstum. Mir scheint, wenn auch dieser Einwand nicht zurückgewiesen werden kann, so würde er trotzdem als Voraussetzung eine scharfe Sonderung zwischen den zwei Wachstumsperioden des Kernes haben. Das Teilungswachstum desselben würde demnach nicht allein eine intensivere Entwicklung der Prozesse, welche das funktionelle Wachstum des Kernes herbeiführen, darstellen, sondern es würde dieser Prozeß etwas prinzipiell Verschiedenes von dem letzteren sein: eine Komplizierung, welche mir nicht ganz plausibel erscheint.

Wenn wir die gewonnenen Gesichtspunkte bei der Teilung der Zelle nochmals zusammenfassen wollen, so ergibt sich:

1. Zwischen zwei aufeinanderfolgenden Teilungen wächst das Plasma, vom Moment der Teilung an beginnend, mit einer fast konstanten Schnelligkeit bis zur nächstfolgenden Teilung. Graphisch läßt sich daher das Plasmawachstum als eine allmählich aufsteigende Kurve darstellen.

2. Dagegen zeigt der Kern in seinem Wachstum zwei scharf voneinander getrennte Momente: a) Funktionelles Wachstum. Während desselben wächst der Kern im Verhältnis zum Plasma sehr langsam. Es kommt infolgedessen in einem bestimmten Moment zu einem Mißverhältnis in der Kernplasmarelation. Das ist der Moment der Kernplasmaspannung, welcher als anstoßgebender für die Teilung zu betrachten ist. b) Der Kern tritt ins Teilungswachstum ein. Dieses Anwachsen führt zuletzt zur Verdoppelung der Kernsubstanz. Gleich darauf erfolgt die Teilung der Zelle. Graphisch läßt sich das Kern-

wachstum als eine von Anfang an mäßig aufsteigende Kurve darstellen (funktionelles Wachstum), welche im letzten Moment plötzlich in die Höhe schnellt (Teilungswachstum des Kernes).

3. Die am Anfang des Kernwachstums zu beobachtende schwache Verminderung des Kernvolumens hat aller Wahrscheinlichkeit nach ihren Grund erstens in einer kleinen Flüssigkeitsabgabe infolge von Zusammenziehung des Kernes; zweitens und hauptsächlich in der nach der Zellteilung zu beobachtenden Kernumformung. Die Annahme, daß die Verringerung des Kernvolumens der Ausdruck einer in diesem Zeitraum etwa stattfindenden Resorption von Kernsubstanz ist, findet im Verlauf der Kernwachstumskurve, wie es mir scheint, keine sicheren Anhaltspunkte.

4. Die Teilung der Zelle hat ihr ursächliches Moment in den Wechselbeziehungen zwischen Kern und Protoplasma. Durch die Zellfunktion werden die Kernplasmaverhältnisse ins Abnorme getrieben. Die dadurch veranlaßte Teilung der Zelle ist deshalb als ein regulatorischer Vorgang aufzufassen, welcher die Wiederherstellung der normalen Kernplasmarelation herbeiführt.

II. Untersuchungen über die Teilung von Frontonia leucas bei einer Temperatur von 14° C und die daraus sich ergebenden Schlußfolgerungen.

Bei diesen Untersuchungen habe ich ebenfalls eine genau geführte *Frontonia*-Kultur verwendet. Als Ausgangskultur habe ich Tiere der *Frontonia*-Kultur bei 25° C benutzt. Zwei von diesen Tieren, in einen Thermostat von 14° C gebracht, wurden auf dieselbe Weise wie in einer Temperatur von 25° C kultiviert. Auch hier habe ich dafür gesorgt, daß keine neuen Tiere in die Kultur hineingelangten. Es war zu bemerken, daß sich die Tiere 3 Tage nach dem Anlegen der Kultur noch nicht geteilt hatten. Die Teilung erfolgte erst nach dem 3. und 4. Tage. Auffallend war die erhebliche Größenzunahme der Tiere. Von diesem Moment an blieb die Größe 5 Monate lang dieselbe, nur mit den üblichen Größenschwankungen, welche ich auch für die Wärmekultur verzeichnet habe.

Die folgende Tabelle (S. 294—295), in welcher Wärme- und Kältetiere nebeneinandergestellt sind, gibt einen klaren Einblick in die hier herrschenden Größenunterschiede. Die Messungen sind in beiden Fällen an Tieren ausgeführt, welche soeben aus der Teilung hervorgegangen und infolgedessen genau vergleichbar sind.

Wie aus der Tabelle zu entnehmen ist, schwankt die mittlere Zellgröße gleich nach der Teilung in der Wärme (25° C) um die Zahl 800000, in der Kälte (14° C) dagegen beträgt dasselbe Stadium ca. 1080000. Das ist ein schon beim ersten Blick auffallender Größenunterschied.

Die an demselben Stadium (gleich nach der Teilung) ausgeführten Messungen der Kerne ergaben, wie dies deutlich aus derselben Tabelle zu ersehen ist, daß die Kerne nicht proportional mit dem Plasma an Größe zugenommen haben, sondern daß sie verhältnismäßig stärker als das Plasma angewachsen sind. Wenn die Kerne bei einer Temperatur von 25° C eine mittlere Größe von 12500 aufwiesen, sind sie in der Kälte ca. 20000 groß geworden, oder der Kern ist auf $\frac{20000}{12500} = 1{,}62$, das Plasma nur auf $\frac{1080000}{800000} = 1{,}35$ von den betreffenden Volumina in der Wärme angewachsen.

Dieses ungleichmäßige Anwachsen von Plasma- und Kernmasse kommt auch in der Abnahme der Kernplasmarelation in der Kältekultur zum Ausdruck. In der Wärme beträgt die Kernplasmarelation ca. 67, in der Kälte dagegen nur ca. 54—57.

Abgesehen von den kleinen Schwankungen in der Kernplasmarelation, die ich bei der Wärmekultur eingehend besprochen habe, können wir auch in der Kälte das Verhältnis zwischen Kern- und Plasmagröße, in einem bestimmten Moment des Zellebens als etwas Konstantes ansehen. Wir können außerdem an der Hand der Messungen den Satz aufstellen, daß in der Kälte die Tiere nicht nur erheblich größer als in der Wärme werden, sondern daß sie auch eine Verschiebung der Kernplasmarelation zugunsten des Kernes erfahren, oder mit andern Worten gesagt, die Kältetiere besitzen im Verhältnis zum Protoplasma größere Kerne als die Tiere, welche bei einer höheren Temperatur kultiviert worden sind.

Nach der Konstatierung dieser Abweichungen in den Kernverhältnissen bei den Wärme- und Kältetieren war es wünschenswert, die Teilungskurve bei der Kältekultur genauer zu untersuchen und zu sehen, ob nicht eventuell daraus ein Verständnis für die so auffallende Größenzunahme der Kältetiere zu bekommen ist.

Um die Kurve für das Plasma- und Kernwachstum zu entwerfen, habe ich genau dasselbe Verfahren angewandt, wie ich es eingehend gelegentlich der Besprechung der Teilungskurve bei Tieren, welche bei einer Temperatur von 25° C kultiviert wurden, geschildert habe. Auch hier habe ich zuerst das relative Anwachsen des Protoplasmas

Tabelle für Zell- und Kerngröße bei einer Temperatur von 25° C und 14° C.

Teilung		Plasma				Kern				Kernplasma-relation	
		Dimension		Volumen		Dimension		Volumen			
Temperatur 25° C.	Temperatur 11° C.	Temperatur 25° C.	Temperatur 14° C.	Temperatur 25° C.	Temperatur 14° C.	Temperatur 25° C.	Temperatur 14° C.	Temperatur 25° C.	Temperatur 11° C.	Temperatur 25° C.	Temperatur 11° C.
9. III. 07	13. III. 07	L = 125	L = 165	Vpl = 592 000	Vpl = 1 262 250	L = 40	L = 62	9 600	23 188	61.08	53
9.10 Vorm.	10 Vorm.	Br = 74	Br = 90	Vpl — Vk = 583 000	Vpl — Vk = 1 239 062	Br = 21	Br = 34				
		D = 64	D = 85			D = 12	D = 11				
2. III. 07	14. III. 07	L = 120	L = 135	Vpl = 739 200	Vpl = 793 300	L = 47	L = 52	10 280	14 500	70	53,7
5.45 Nachm.	10.50 Vorm.	Br = 80	Br = 87	Vpl — Vk = 728 920	Vpl — Vk = 778 800	Br = 21	Br = 28				
		D = 77	D = 70			D = 10	D = 10				
2. III. 07	15. III. 07	L = 120	L = 145	Vpl = 507 000	Vpl = 1 010 650	L = 45	L = 55	8 100	19 360	61 5	51 2
6.30 Nachm.	10 Vorm.	Br = 65	Br = 82	Vpl — Vk = 498 900	Vpl — Vk = 991 290	Br = 20	Br = 32				
		D = 65	D = 85			D = 9	D = 11				
16. II. 07	13. III. 07	L = 126	L = 170	Vpl = 857 304	Vpl = 1 156 000	L = 58	L = 62	12 048	22 506	70	50,4
5.40 Früh	10 Vorm.	Br = 81	Br = 85	Vpl — Vk = 845 256	Vpl — Vk = 1 133 496	Br = 26	Br = 33				
		D = 84	D = 80			D = 8	D = 11				
16. II. 07	26. III. 07	L = 145	L = 143	Vpl = 861 300	Vpl = 895 752	L = 53	L = 65	12 720	19 890	66	44,03
3.36 Nach-	4.30 Nachm.	Br = 90	Br = 87	Vpl — Vk = 848 580	Vpl — Vk = 875 862	Br = 24	Br = 34				
mitternacht		D = 66	D = 72			D = 10	D = 9				
15. II. 07	3. IV. 07	L = 140	L = 150	Vpl = 860 500	Vpl = 1 122 000	L = 48	L = 60	12 480	19 800	67,1	55,5
9.20 Vorm.	12.45 Nachm.	Br = 81	Br = 88	Vpl — Vk = 848 020	Vpl — Vk = 1 101 200	Br = 26	Br = 30				
		D = 75	D = 85			D = 10	D = 11				

14. II. 07	3. IV. 07	L = 140	L = 160	Vpl = 1 130 500	Vpl = 1 224 000	L = 50	L = 66	17 250	20 400	64,3	59
2.30 Nachm.	3.15 Nachm.	Br = 95	Br = 90	Vpl − Vk = 1 113 250	Vpl − Vk = 1 203 600	Br = 23	Br = 35				
		D = 80	D = 85			D = 15	D = 10				
8. II. 07	3. IV. 07	L = 138	L = 145	Vpl = 938 400	Vpl = 1 143 825	L = 55	L = 65	12 650	22 100	73	50 8
3.25 Nach-	3.17 Nachm.	Br = 85	Br = 93	Vpl − Vk = 925 750	Vpl − Vk = 1 124 125	Br = 23	Br = 34				
mitternacht		D = 80	D = 85			D = 10	D = 10				
8. II. 07	4. IV. 07	L = 121	L = 155	Vpl = 677 600	Vpl = 1 171 800	L = 40	L = 60	10 560	21 120	66,05	54,4
4.15 Nach-	6.30 Nachm.	Br = 80	Br = 90	Vpl − Vk = 667 040	Vpl − Vk = 1 150 680	Br = 24	Br = 32				
mitternacht		D = 70	D = 84			D = 11	D = 11				
16. I. 07	3. IV. 07	L = 126	L = 145	Vpl = 582 120	Vpl = 1 122 300	L = 45	L = 56	9 000	19 096	65	58
8.17 Vorm.	3 55 Nachm.	Br = 77	Br = 86	Vpl − Vk = 571 120	Vpl − Vk = 1 112 204	Br = 20	Br = 31				
		D = 60	D = 90			D = 10	D = 11				
22 I. 07	4. IV. 07	L = 135	L = 152	Vpl = 708 750	Vpl = 1 230 812	L = 42	L = 60	10 500	21 120	66,4	57
10.7 Vorm.	6.55 Nachm.	Br = 75	Br = 92	Vpl − Vk = 698 250	Vpl − Vk = 1 209 472	Br = 25	Br = 32				
		D = 70	D = 88			D = 10	D = 11				
5. II. 07	26. III. 07	L = 153	L = 174	Vpl = 985 320	Vpl = 1 169 280	L = 40	L = 72	14 400	22 680	67,3	50 5
11.24 Vorm	6.54 Nachm.	Br = 92	Br = 84	Vpl − Vk = 970 920	Vpl − Vk = 1 146 600	Br = 30	Br = 35				
		D = 70	D = 80			D = 12	D = 9				
2. II. 07	26. III. 07	L = 117	L = 156	Vpl = 573 300	Vpl = 998 400	L = 38	L = 65	7 980	20 800	70,8	47
10.35 Vorm.	5.32 Nachm.	Br = 70	Br = 80	Vpl − Vk = 565 320	Vpl − Vk = 977 600	Br = 21	Br = 32				
		D = 70	D = 80			D = 10	D = 10				
19. XII. 06	19. IV. 07	L = 115	L = 160	Vpl = 499 100	Vpl = 1 209 600	L = 43	L = 57	7 224	21 945	68,08	54
9.7 Vorm.	2.20 Nachm.	Br = 70	Br = 84	Vpl − Vk = 491 876	Vpl − Vk = 1 187 655	Br = 21	Br = 35				
		D = 62	D = 90			D = 8	D = 11				
18. XII. 06	16. IV. 07	L = 126	L = 153	Vpl = 866 880	Vpl = 845 325	L = 48	L = 58	12 672	15 950	67,4	52
9.5 Vorm.	7.10 Nachm.	Br = 86	Br = 85	Vpl − Vk = 854 208	Vpl − Vk = 829 375	Br = 24	Br = 25				
		D = 80	D = 65			D = 11	D = 11				

Tabelle für die Veränderungen der Kern- und Plasmagröße zwisch

Teilung	Tochtertiere		Zahl der von der Teilung verflossenen Stunden	Plasma			
				Dimension		Volumen	
	abgetötet	abgetötet		Vergleichstier	Versuchstier	Vergleichstier	Versuchstier
26. III. 07 4.30 Nachm.	26. III. 07 4.30 Nachm. v	26. III. 07 7.25 Nachm. h	2.55	L = 143 Br = 87 D = 72	L = 178 Br = 85 D = 78	Vpl = 895 752 Vpl — Vk = 875 862	Vpl = 1 180 Vpl — Vk = 1 162
3. IV. 07 3.15 Nachm.	3. IV. 07 3.15 Nachm. h etwas kleiner als das v	3. IV. 07 6.40 Nachm.	3.25	L = 160 Br = 90 D = 85	L = 189 Br = 93 D = 80	Vpl = 1 224 000 Vpl — Vk = 1 203 600	Vpl = 1 406 Vpl — Vk = 1 388
3. IV. 07 3.17 Nachm.	3. IV. 07 3.17 Nachm. h etwas kleiner als das v	3. IV. 07 6.45 Nachm.	3.28	L = 145 Br = 95 D = 85	L = 178 Br = 87 D = 82	Vpl = 1 143 825 Vpl — Vk = 1 121 725	Vpl = 1 271 Vpl — Vk = 1 253
3. IV. 07 12.45 Nachm.	3. IV. 07 12.45 Nachm. h	3. IV. 07 6.15 Nachm. v	5.30	L = 150 Br = 88 D = 85	L = 160 Br = 70 D = 80	Vpl = 1 122 000 Vpl — Vk = 1 101 200	
2. IV. 07 7.25 Nachm.	2. IV. 07 7.25 Nachm. h	3. IV. 07 7.20 Vorm. v	11.55	L = 164 Br = 80 D = 76	L = 180 Br = 92 D = 88	Vpl = 997 120 Vpl — Vk = 975 420	Vpl = 1 457 Vpl — Vk = 1 425
4. IV. 07 6.30 Nachm.	4. IV. 07 6.30 Nachm. h gleich groß v	5. IV. 07 7.25 Vorm.	12.55	L = 155 Br = 90 D = 84	L = 185 Br = 92 D = 88	Vpl = 1 171 800 Vpl — Vk = 1 150 680	Vpl = 1 497 Vpl — Vk = 1 474
4. IV. 07 6.45 Nachm.	4. IV. 07 6.45 Nachm.	5. IV. 07 11.30 Vorm.	16.45	L = 154 Br = 93 D = 82	L = 190 Br = 100 D = 90	Vpl = 1 174 404 Vpl — Vk = 1 151 304	Vpl = 1 710 Vpl — Vk = 1 684
26. III. 07 6.54 Nachm.	26. III. 07 6.54 Nachm. h gleich groß v	27. III. 07 4.54 Nachm.	22	L = 174 Br = 85 D = 80	L = 195 Br = **74** D = **70**	Vpl = 1 169 280 Vpl — Vk = 1 146 600	
4. IV. 07 6.55 Nachm.	4. IV. 07. 6.55 Nachm.	6. IV. 07 11.45 Vorm.	40.50	L = 152 Br = 92 D = 88	L = 194 Br = 95 D = 90	Vpl = 1 230 592 Vpl — Vk = 1 209 472	Vpl = 1 65 Vpl — Vk = 1 631
26. III. 07 5.32 Nachm.	26. III. 07 5.32 Nachm.	28. III. 07 5.55 Nachm.	48.23	L = 156 Br = 80 D = 80	L = 205 Br = 95 D = 85	Vpl = 1 014 400 Vpl — Vk = 993 600	Vpl = 1 65 Vpl — Vk = 1 62

ei aufeinanderfolgenden Teilungen bei einer Temperatur von 14° C.

Kern				Kernplasma-relation		Koeffizient des Plasmawachstums Ausgangsgröße 1,00	Koeffizient des Kernwachstums Ausgangsgröße 1,00	Wachstum der Kernplasma-relation	Bemerkungen
Dimension		Volumen							
gleichs-tier	Versuchs-tier	Vergleichs-tier	Versuchs-tier	Vergleichs-tier	Versuchs-tier				
= 65	L = 62	19 890	17 856	44,03	65,08	1,32	0,86	1,49	Das vordere Tier ist bei der Präparation etwas geschrumpft, darum auch diese niedrige Kernplasmarelation. Dieser Umstand hat alle andern Zahlen (Plasmakoeffizient, Kernkoeffizient usw.) beeinflußt.
= 34	Br = 32								
= 9	D = 9								
= 60	L = 58	20 400	17 400	59	79,8	1,15	0,84	1,3	
= 35	Br = 30								
= 10	D = 10								
= 65	L = 55	22 100	18 150	50,8	68,9	1,11	0,8	1,35	
= 34	Br = 30								
= 10	D = 11								
= 60	L = 54	19 800	16 200	55,5			0,78		Das vordere Tier ist beim Abtöten beschädigt worden, ein Teil vom Plasma ist herausgequollen.
= 30	Br = 30								
= 11	D = 10								
= 70	L = 64	21 700	22 528	45	63,2	1,45	1,03	1,4	
= 31	Br = 32								
= 10	D = 11								
= 60	L = 60	21 120	23 100	54,4	63,8	1,28	1,08	1,17	
= 32	Br = 35								
= 11	D = 11								
= 66	L = 66	23 100	25 410	49,8	66,3	1,46	1,1	1,3	
= 35	Br = 35								
= 10	D = 11								
= 72	L = 73	22 680	25 500	50,5			1,12		Das vordere Tier ist beim Überführen in Nelkenöl geschrumpft, daher die geringen Zahlen für die Breite und die Dicke.
= 35	Br = 35								
= 9	D = 10								
= 60	L = 60	21 120	26 740	57	61,0	1,26	1,26	1,07	
= 31	Br = 33								
= 11	D = 13								
= 65	L = 71	20 800	25 773	47,7	63,2	1,62	1,23	1,34	
= 32	Br = 33								
= 10	D = 11								

Teilung	Tochtertiere		Zahl der von der Teilung verflossenen Stunden	Plasma			
				Dimension		Volumen	
	abgetötet	abgetötet		Vergleichstier	Versuchstier	Vergleichstier	Versuchstier
3. IV. 07 3.55 Nachm.	3. IV. 07 3.55 Nachm.	6. IV. 07 11.45 Vorm.	65.50	L = 145 Br = 86 D = 90	L = 192 Br = 100 D = 95	Vpl = 1 131 300 Vpl — Vk = 1 112 204	Vpl = 2 124 Vpl — Vk = 2 09
26. III. 07 7.15 Nachm.	26. III. 07 7.15 Nachm. h gleich	30. III 07 10 Vorm. groß v	86.45	L = 170 Br = 65 D = 88	L = 201 Br = 102 D = 103	Vpl = 972 400 Vpl — Vk = 952 270	Vpl = 2 111 Vpl — Vk = 2 08
19. IV. 07 2.20 Nachm.	19. IV. 07 2.20 Nachm.	23. IV. 07 7 Nachm.	102.40	L = 160 Br = 84 D = 90	L = 223 Br = 104 D = 100	Vpl = 1 209 600 Vpl — Vk = 1 187 655	Vpl = 2 321 Vpl — Vk = 2 27

in verschiedenen Momenten zwischen zwei Teilungen bestimmt[1]). Nach diesen und andern hier nicht wiedergegebenen Zahlen ist die Plasmawachstumskurve hergestellt (Fig. 14). Es fällt gleich ins Auge, daß die Kurve den gleichen Verlauf wie die Plasmakurve bei einer Temperatur von 25° C zeigt. Vom Moment der Teilung an beginnend, steigt die Kurve gleichmäßig bis zum Punkte 1, welcher die Verdoppelung der Plasmamasse bezeichnet. Ein Unterschied von der Wärmekurve ist nur darin gegeben, daß bei einer Temperatur von 14° C die Plasmawachstumskurve sehr der Länge nach ausgezogen wird.

Um die zwei Kurven vergleichen zu können, habe ich die Kälteplasmawachstumskurve auf die Wärmeplasmawachstumskurve auf folgende Weise reduziert. Da der Intervall zwischen zwei Teilungen in der Kälte ca. 90 Stunden beträgt, entspricht 1 Stunde von der Wärmekurve an $\frac{90}{17} = 5^{20}\,\text{h}$ der Kältekurve. Den Koeffizienten des Anwachsens des Plasmas in der Kälte in Intervallen von je 5^{20} Stunden habe ich mit dem entsprechenden Koeffizienten in den einstün-

[1]) Da, wie erwähnt, die Teilung von *Frontonia* bei einer Temperatur von 14° C zu sehr verlangsamt wird (es erfolgt eine Teilung in ca. 90 Stunden), habe ich die einzelnen Momente in der Kurve nicht nach einem Zeitabstand von höchstens je 1 Stunde, wie das der Fall bei der Wärmekurve war, sondern in je ca. 5 Stunden Zeitraum genommen. Nur in den ersten und letzten 10 Stunden des Zellwachstums, in welchen eine starke Änderung im Verlauf der Kurve zu erwarten war, habe ich die Zeitintervalle auf 2 und manchmal auf 1 Stunde verkürzt.

Kern				Kernplasma-relation		Koeffizient des Plasmawachstums Ausgangsgröße 1,00	Koeffizient des Kernwachstums Ausgangsgröße 1,00	Wachstum der Kernplasma-relation	Bemerkungen
Dimension		Volumen							
rgleichs-tier	Versuchs-tier	Vergleichs-tier	Versuchs-tier	Vergleichs-tier	Versuchs-tier				
= 56 r = 31) = 11	L = 63 Br = 33 D = 12	19 096	24 948	58	84,1	1.61	1,30	1,45	
= 61 r = 30) = 11	L = 56 Br = 33 D = 14	20 130	25 872	47,2	80,6	2,1	1,26	1,7	
= 57 r = 35) = 11	L = 67 Br = 19 D = 33	21 945	42 009	54	54	1,98	1,98	1	

digen Intervallen der Wärmekurve verglichen. Es zeigte sich, daß die gewonnenen Zahlen so ziemlich zusammenfallen. Die nach dieser Weise reduzierte Kältekurve zeigt deshalb einen parallelen Verlauf mit der Wärmekurve (Fig. 15, Kurven bb' und b_1b_1').

Die Messungen, die ich zum Bestimmen des Kernwachstums ausgeführt habe, zeigen ähnliche Verhältnisse wie in der Wärme. Auch in der Kälte ist nach der Teilung eine Volumabnahme des Kernes zu konstatieren. Das Maß derselben übertrifft kaum die in der Wärme zu konstatierende Verminderung des Kernes. In der Wärme beträgt dieselbe 0,15, in der Kälte ca. 0,2. Ein Unterschied ist nur darin gegeben, daß die Volumabnahme in der Kälte ihren Höhepunkt in der 5., nicht in der 2. Stunde, wie das der Fall bei der Wärmekernwachstumskurve ist, erreicht. Nach diesem Moment beginnt das funktionelle Wachstum meßbar zu werden, und zirka in der 11. Stunde nach der Teilung ist die ursprüngliche Teilungsgröße des Kernes schon wieder erreicht. Die Kurve tritt jetzt auf die positive Seite der Abscisse und zeigt bis zum Ende des 3. Tages dauernd eine schwache Steigerung. Ca. 5—8 Stunden vor der Teilung beginnt eine rasche Steigerung des Kernvolumens. Der Kern tritt in das Teilungswachstum ein, welches die Verdoppelung der Kernmasse zu Ende führt. Ist dieser Augenblick erreicht, so beginnt die Durchschnürung der Zelle.

Auf die oben gelegentlich der Plasmakurve besprochene Weise habe ich die Kurve für das Anwachsen des Kernes in der Kälte auf die in der Wärme umgerechnet (Fig. 15, Kurven aa' und a_1a_1').

Es ergeben sich fast vergleichbare Zahlen[1]) (siehe die beiden entsprechenden Tabellen), nur daß in der Kälte die Periode der Kernabnahme relativ kürzere Zeit (nur 10—11 Stunden, nicht 20 Stunden, wie es zu erwarten wäre) als in der Wärme dauert. Ob dieser Abweichung im Verlauf der Wärme- und Kältewachstumskurven irgendeine besondere Bedeutung zukommt, vermag ich nicht zu sagen. Ich bin aber geneigt, derselben nach den besprochenen möglichen Ursachen der Abnahme des Kernvolumens nicht eine allzu große Bedeutung beizumessen.

Anschließend an diese Ausführungen möchte ich nun daran erinnern, daß die oben angeführten Zahlen von den Wärme- und Kältekulturen, die so gut zueinander passen, nur Relationszahlen sind. In Wirklichkeit haben dieselben einen verschieden großen Ausgangswert (kleiner für die Kern- und Plasmawachstumskurven in der Wärme, größer für die Kern- und Plasmawachstumskurven in der Kälte); infolgedessen sind die absoluten Zahlen, welche sie ausdrücken, zwar einander entsprechend, doch verschieden groß. Dies kommt zum Ausdruck in der Zusammenstellung, die ich von allen vier Kurven (die zwei Plasma- [Kälte- und Wärme-] und die zwei Kern- [Kälte- und Wärme-]Wachstumskurven) gegeben habe. Zu diesem Zwecke habe ich mit dem beliebig großen Abstand ab (Fig. 15) die in der Wärme gleich nach der Teilung vorhandene Kernplasmarelation ausgedrückt. Den Abstand zwischen den Ausgangspunkten für die Kältewachstumskurven habe ich aber nicht mehr beliebig, sondern dem Abstand ab entsprechend kleiner angegeben.

Wenn der Ausgangspunkt der Kernwachstumskurve in der Kälte in den beliebig gewählten Punkt a_1 gesetzt wird, so wird derjenige des Plasmas sich im Punkt b_1, welcher um $^4/_5$[2]) (= dem Größenunterschied der Kernplasmarelation in der Kälte und in der Wärme) höher als der Punkt a_1 liegt, befinden.

Diese Zusammenstellung zeigt, daß trotz des parallelen Verlaufes der entsprechenden Kurven, infolge der oben erwähnten Größenausgangsunterschiede, auch ein Unterschied in der Größe der Kernplasmaspannung, welche die Teilung der Zelle in der Wärme und in

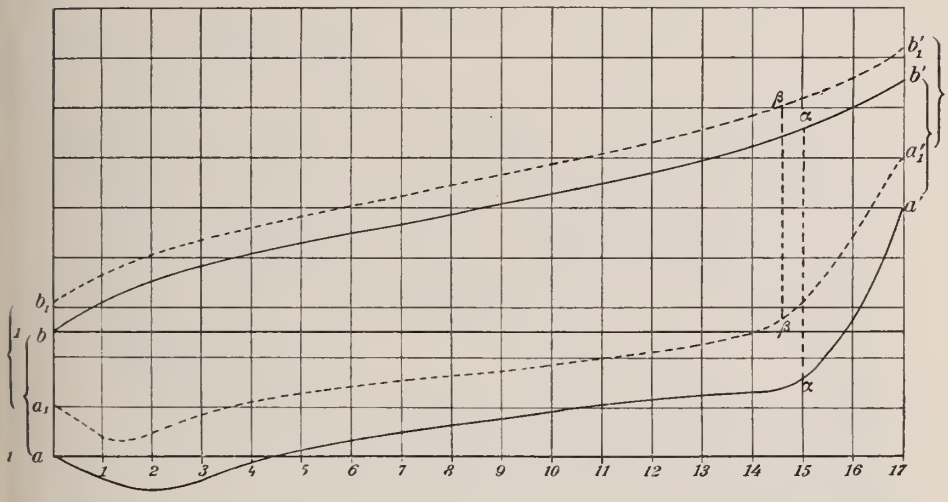
[1]) Die Zahl der sich genau deckenden Momente ist nicht sehr groß, da ich bei der Auswahl der Zeitpunkte der Kernwachstumskurve in der Kälte nicht multiple Zahlen von ca. 5 genommen habe. Die Zahlen, welche andern Zeitintervallen entnommen sind, würden aber, schätzungsweise ausgerechnet, fast die gleichen Wachstumsverhältnisse aufweisen.

[2]) Als Einheit ist in diesem speziellen Fall der Abstand ab benutzt worden.

der Kälte veranlaßt, bedingt wird. Dies ist deutlich aus der Fig. 15 zu ersehen, in welcher durch die Linie $\beta\beta$ die Kernplasmaspannung bei den Tieren von der Kältekultur, durch die Linie $\alpha\alpha$ die Kernplasmaspannung der Tiere von der Wärmekultur wiedergegeben ist. Es ist zu bemerken, daß die Kernplasmaspannung in der Kälte einen geringeren Wert wie in der Wärme aufweist. Dieser Unterschied wäre auch nach den Abweichungen, welche die Kernplasmarelation in der Kälte erfährt, theoretisch zu erwarten.

In Fig. 15 sind alle Kurven auf die Größe 1 ausgerechnet, ohne Rücksicht auf die absoluten Ausgangsgrößen des Kernes und des

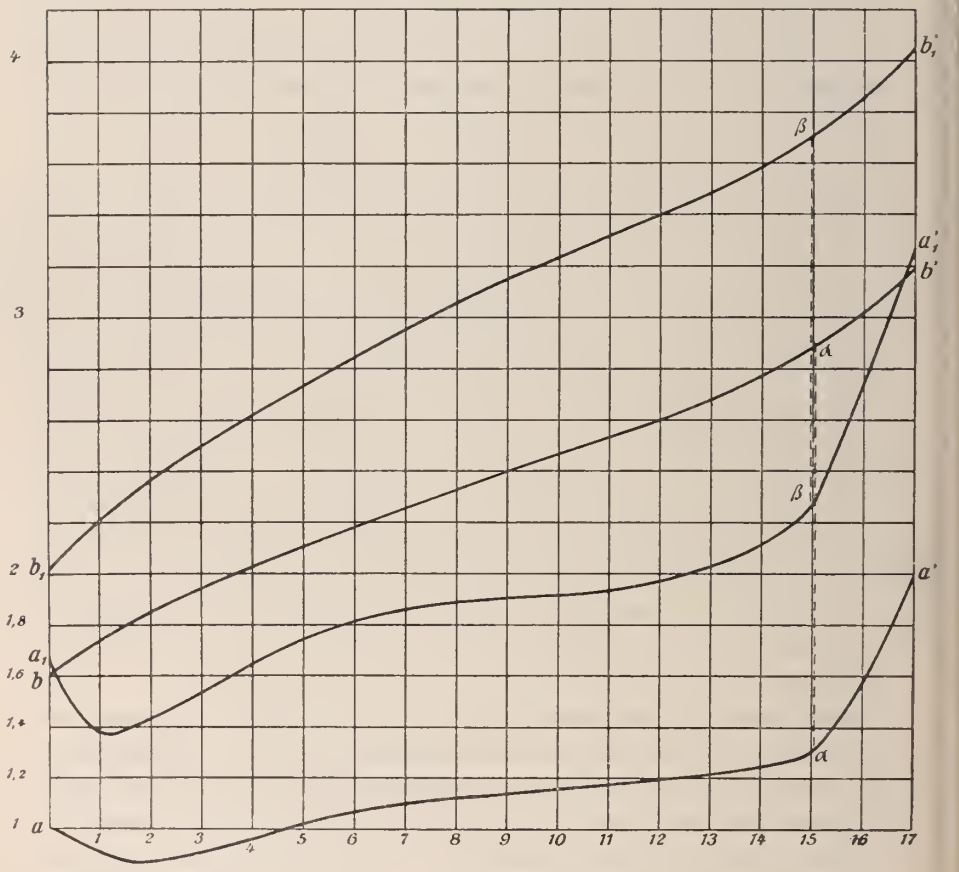
Fig. 15.



Plasmas in der Wärme und in der Kälte. Um aber einigermaßen eine richtige Vorstellung für den Verlauf und die gegenseitigen Beziehungen der Kern- und Plasmawachstumskurven in der Kälte und in der Wärme geben zu können, habe ich in Fig. 15*a* die Ausgangsgröße der Kurve für das Wachstum des Kernes in der Wärme gleich 1 gesetzt und von hier ausgehend den Verlauf der Kernwachstumskurve in der Kälte [der Differenz 1 : 1, 62 (siehe S. 293) der Korngröße in der Wärme und in der Kälte entsprechend] ausgerechnet. Auf diese Weise ist die Kurve a_1a_1' entstanden. Für die Plasmawachstumskurven habe ich aber nicht mehr die direkten — auf die Korngröße in der Wärme umgerechneten — Ausgangsgrößen (zirka 64—67 für die Wärme und 87 [$= 54 \times 1{,}62$] für die Kälte) beibehalten, sondern dieselben durch 40 dividiert. Dies ist nur des-

halb getan worden, weil für die Zusammenstellung einer im Verhältnis zum Kerne nicht reduzierten Plasmakurve ein zu großer Raum erforderlich ist. Auf diese Weise sind die Ausgangspunkte für die Plasmakurven auf 1,6 $\left(=\frac{64}{40}\right)$ für die Wärme und 2,1 $\left(=\frac{87}{40}\right)$ für die Kälte festgelegt worden.

Fig. 15*a*.



In der Fig. 15*a* fällt es sofort auf, daß die Kern- bzw. Plasmakurven nicht parallel verlaufen, sondern daß sie auseinandergehen und jedesmal kurz vor der Teilung auf das Doppelte ihrer ursprünglichen Größe steigen.

Da bei dieser Wiedergabe der Kurven der relativen Größe derselben Rechnung getragen ist, ist es auch ohne weiteres verständlich, daß der Abstand $a_1b_1 = 2ab$ und $a_1'b_1' = 2a_1b_1$ sein muß. In

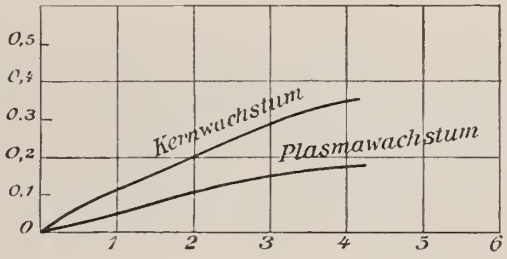
diesem letzten Moment des Zellwachstums erreicht die Kernplasmarelation wieder ihre ursprüngliche Größe. In der Tat verhalten sich die Anfangs- und Endabstände der Kurven wie 1,6 : 1 = 3,2 : 2 für die Wärme und 2,1 : 1,62 = 4,2 : 3,22 für die Kälte.

Aus dieser Zusammenstellung der Kurven ist auch zu ersehen, daß die Kernplasmaspannung in der Kälte ($\beta\beta$) geringer als in der Wärme ($\alpha\alpha$) ist[1]).

Im Verlaufe der Wachtumskurven sowohl des Kernes wie auch des Plasmas fällt ferner auf, daß die Wachstumsprozesse in der Kälte bedeutend langsamer als in der Wärme vor sich gehen.

Hätten die Wachstumsprozesse in den beiden Fällen, d. h. in der Wärme und in der Kälte, die gleiche Intensität bewahrt, dann sollte, wenn wir die Größendifferenzen der Ausgangstiere berücksichtigen, die Teilung in beiden Fällen fast nach demselben Zeitintervall erfolgen, denn trotzdem daß in der Kälte mehr Substanz gebildet werden muß, um eine Verdoppelung der Ausgangsgröße (gleich nach der Teilung) zu erzielen, ist nicht zu vergessen, daß in diesem Falle auch eine entsprechend größere assimilatorisch funktionierende Protoplasmamasse gegeben ist. Die Verspätung in der Teilung spricht deshalb für die Verlangsamung der Lebensprozesse. Das Wachstum wird in der Kälte um fast das Fünffache als in der Wärme verlangsamt. Auf die Schlußfolgerungen dieses Ergebnisses werde ich am Schlusse dieses Abschnittes zurückkommen.

Fig. 16.



Alle die vorher besprochenen Eigentümlichkeiten über die Verlangsamung der Lebensvorgänge der Zelle unter dem Einfluß nie-

[1]) Durch die vielen Umrechnungen, die für die Zusammenstellung der Kurven in Fig. 15*a* nötig waren, haben sich hier und da manche kleine Ungenauigkeiten in den Verlauf der Kurven eingeschlichen. Dies ist die Ursache, daß nicht an jeder Stelle der Kurven die ihnen zugrunde liegenden absoluten Zahlen mit der gewünschten Genauigkeit abzulesen sind. Im großen ganzen zeigt aber Fig. 15*a* in einem anschaulichen Bilde die Kernplasmaverhältnisse in der Kälte und in der Wärme.

Tabelle für das Wachstum des Kerns und des Plasmas nach dem Übertra

Moment der Teilnng	Gleich nach der Teilung	In Temperatur von 14° C. getan	Zahl der von der Teilung verflossenen Stunden	Plasma			
				Dimension		Volumen	
Temperatur 25° C.	abgetötet	abgetötet		Temperatnr 25° C. gleich nach der Teilung	Temperatur 14° C.	Temperatur 25° C. gleich nach der Teilnng	Temperatur 14°
26. II. 07 11.5 Vorm.	26. II. 07 11.5 Vorm. v	26. II. 07 2.5 Nachm.	3	L = 116 Br = 62 D = 70	L = 141 Br = 74 D = 55	Vpl = 503 440 Vpl — Vk = 495 313	Vpl = 57. Vpl — Vk = 56.
26. II. 07 10.15 Vorm.	26. II. 07 10.15 Vorm.	26. II. 07 2.15 Nachm.	4	L = 116 Br = 75 D = 68	L = 145 Br = 76 D = 57	Vpl = 619 000 Vpl — Vk = 608 892	Vpl = 62. Vpl — Vk = 61.

derer Temperaturen leiten zu der Frage über, wie es eigentlich zu der so auffallenden Vergrößerung der Zelle selbst kommt? Warum werden die Tiere in der Kälte größer als in der Wärme? Wir haben gesehen, daß die Wachstumskurven des Plasmas wie die des Kernes in den verschiedenen Temperaturen parallel miteinander verlaufen und daß sie infolgedessen keinen Anhaltspunkt für das Großwerden der Kältetiere bieten. Wo liegt dann die Ursache dieser Vergrößerung? Bei Beantwortung dieser Frage muß ich auf manche schon besprochenen Befunde zurückgreifen.

Es ist auffallend, daß die Vergrößerung des Kernes unter der Einwirkung der niederen Temperatur rasch vor sich zu gehen pflegt. Diese Vergrößerung setzt ein, sowie die Tiere aus der Wärme in die Kälte gebracht worden sind. Das zeigt die obige kleine Tabelle, welche in folgender Weise hergestellt ist. Ich habe von Tieren, welche sich in einer Temperatur von 25° C geteilt haben, eines abgetötet, das andre in einer Temperatur von 14° C weiter kultiviert und erst z. B. nach 1 Stunde abgetötet. Nach demselben Verfahren habe ich Material von vielen Zwischenmomenten von einer Teilung der Zelle bis zur nachfolgenden konserviert. Die Messungen ergaben eine ziemlich rasche Steigerung der Korngröße (siehe die Kurven Fig. 16), was dafür spricht, daß der Kern nicht nur funktionell, sondern auch unter dem direkten Einfluß der Temperatur wächst, bis er ein bestimmtes Verhältnis zum Protoplasma erreicht. Infolgedessen steigt die Kernplasmarelation nicht so rasch zugunsten des Protoplasmas, wie das der Fall ge-

r Frontonien von einer Temperatur von 25° C in eine Temperatur von 14° C.

Kern				Kernplasmarelation		Koefficient des Plasmawachstums	Koefficient des Kernwachstums	Wachstum der Kernplasmarelation
Dimension		Volumen						
peratur 5° C. h nach Teilung	Temperatur 14° C.	Temperatur 25° C. gleich nach der Teilung	Temperatur 14° C.	Temperatur 25° C. gleich nach der Teilung	Temperatur 14° C.	Ausgangspunkt 1,00	Ausgangsgröße 1,00	
= 43	L = 40	Vk = 8 127	Vk = 11 000	60,9	51,1	1,13	1,35	0,81
= 21	Br = 25							
= 9	D = 11							
= 43	L = 51	Vk = 10 188	Vk = 12 750	59,77	48,2	1,01	1,24	0,76
= 24	Br = 25							
= 9	D = 9							

wesen wäre, wenn das Infusor bei der Temperatur von 25° C weiter kultiviert worden wäre, in welch letzterem Falle zur Erreichung der Kernplasmaspannung bei der Teilung der Zelle nur das funktionelle Kernwachstum in Betracht kommen würde. Die Zelle muß daher bei Erniedrigung der Temperatur längere Zeit funktionieren, bis sie zu der Kernplasmaspannung kommt, welche die Teilung verursacht. Um diesen Punkt zu erreichen, muß das Plasma, der stärkeren Größenzunahme des Kernes gemäß, mehr an Größe anwachsen, als dies der Fall bei der konstanten höheren Temperatur ist. Das Plasmawachstum muß einem aus zwei Ursachen bedingten Wachstum des Kernes gerecht werden. Die Zelle wird infolgedessen eine beträchtlich höhere Teilungsgröße erreichen. Die Vergrößerung der Zelle, wenn sie von einer höheren in eine niedere Temperatur gebracht wird, erfolgt deswegen nicht allmählich, erst nach mehreren abgelaufenen Teilungen, sondern dieselbe zeigt schon bei der ersten Teilung die für die gegebene Temperatur normale Teilungsgröße. Ist diese einmal erreicht, so erfolgt das Zellwachstum bei den späteren Teilungen auf die schon eingehend besprochene Weise.

Dieses rasche Reagieren der Zelle auf die Temperaturänderungen geht auch aus den Versuchen Peters und Marcus' an Seeigeleiern deutlich hervor. Diese Versuche zeigen nämlich, daß die gleich nach der Befruchtung in verschiedene Temperaturen gebrachten Seeigeleier schon in den ersten Teilungsstadien große Unterschiede in bezug auf die Teilungsgeschwindigkeit und die Größe der Zellen aufweisen. So z. B. bekam $3^1/_2$ Stunden nach der Befruchtung Peter von den

Eiern von *Sphaerechinus granularis* bei einer Temperatur von 25° C acht Zellen; bei einer Temperatur von 16,75° C zwei Zellen mit Diaster, bei 14° C zwei Zellen mit ruhendem Kern usw. 7 Stunden nach der Befruchtung waren die Eier von *Strongylocentrotus lividus* bei den Versuchen Marcus' in einer Temperatur von 9° C bis zur großzelligen Blastula, in 17°—19° C zur kleinzelligen Blastula und in 22° C zur Gastrula vorgeschritten. Dieses Resultat ist auf folgende Weise zu erklären. Jede Eizelle besitzt im Verhältnis zum Plasma einen auffallend kleinen Kern. Das Ei befindet sich infolgedessen in einer sehr starken Kernplasmaspannung, welche die aufeinanderfolgenden Furchungsteilungen bedingt. Auf diesen Zustand des Eies hat zuerst R. Hertwig hingewiesen. Bringt man solch ein Ei in die Kälte, so wächst der Kern auf einmal stark und die Kernplasmaspannung der Eizelle wird deswegen vermindert. Dieser Umstand beschränkt die Zahl der Furchungsteilungen entsprechend der Temperaturerniedrigung. Da dem Ei die Fähigkeit der Vergrößerung seiner Plasmamasse nicht zukommt, so ist ein weitergehender Vergleich mit den Vorgängen, welche durch die Wirkung der Kälte sich in einer gewöhnlichen Zelle abspielen, nicht möglich. Wichtig für uns in diesem Falle bleibt aber die rasche Einwirkung der Temperatur noch auf die ersten Furchungen des Eies.

Viele Beweise für das rasche Reagieren der Zelle auf die Einwirkung der Temperatur zeigen ferner meine Experimente mit *Stylonychia mytilus* und *Dileptus gigas*, auf die ich gleich eingehen will.

III. Ist eine »Nachwirkung« der Temperatur bei der Zellteilung vorhanden?

a) Experimente an Dileptus gigas.

Die vorher angeführten, durch Experimente und Messungen an *Frontonia leucas* gewonnenen Angaben stellen die rasche Einwirkung der Temperatur auf die Größe der Zelle und infolgedessen auf ihre Teilungsgeschwindigkeit außer jedem Zweifel. Diese Befunde finden ihr vollkommenes Gegenstück in den Experimenten, die ich 1 Jahr vorher (1906) über den Einfluß der Temperatur auf die Teilungsgeschwindigkeit der Infusorien an *Dileptus gigas* und *Stylonychia mytilus* ausgeführt habe. Mit diesen Experimenten wollte ich damals die Frage nachprüfen, ob nicht beim Wechsel der Existenzbedingungen (Wärme, Kälte) eine Nachwirkung der Temperatur, bei welcher die Infusorien lange Zeit vorher kultiviert worden sind, auf die Teilungs-

rate der Tiere zu konstatieren ist. Würde das letztere der Fall sein, dann wäre anzunehmen, daß die Wirkung der Temperatur auf die Vergrößerung des Kernes, folglich auch auf die Vergrößerung der Zelle nicht gleich einsetzt, sondern langsam und stufenweise vor sich geht. Die Teilungsrate und die Teilungsgröße der Zelle würde in diesem Falle erst nach vielen Teilungen und ganz allmählich in die definitive Teilungsrate und Größe der Zelle, die bei der gegebenen Temperatur normalerweise anzutreffen ist, übergehen. Würde sich alles das experimentell nachweisen lassen, dann würden alle die Prozesse einen eklatanten Fall von Nachwirkung der Temperatur auf die Teilungsvorgänge der Zelle liefern, gleichzeitig aber würden die an *Frontonia* gewonnenen Resultate eine unerklärliche Ausnahmestellung einnehmen, was von vornherein unwahrscheinlich ist.

Als ein geeignetes Infusor für die Entscheidung dieser Fragen erschien *Dileptus gigas* schon deswegen, weil durch die früheren Versuche R. Hertwigs die Züchtungsbedingungen und die außerordentliche Vermehrungskraft von *Dileptus* gut bekannt waren.

Dileptus gigas Duj. ist ein großes (Länge 0,5—1,00 mm, Breite 0,1—0,120 mm), wurmförmig ausgezogenes Infusor. Das erste Viertel des Körpers ist zu einem Rüssel verlängert, an dessen Basis die mit einem starken Reusenapparat versehene Mundöffnung angebracht ist. Im Körper sind zahlreiche (meist zu Hunderten zählende) Kerne verstreut. Das Tier ist außerordentlich gefräßig. Als Nahrung dienen andere Infusorien, hauptsächlich *Stentor coeruleus*, mit welchem ich meine *Dileptus*-Kulturen fütterte.

Die Experimente habe ich in folgender Weise angestellt. Die mit drei Exemplaren angesetzte Hauptkultur habe ich unter ausgiebiger Fütterung in einem Thermostat von $26^1/_2$—27° C geführt. Nachdem die Tiere 10 Tage in dieser Temperatur verblieben waren und sich stark vermehrt hatten, habe ich an einzelnen Tieren die Teilungsrate bestimmt.

Am 10. VI. 06, 9^h Vorm. wurde ein Tier herausgenommen und unter reichlicher Nahrung weiter kultiviert.
» 11. VI 06, 10^h » 8 Tiere — reduziert auf 2.
» 12. VI. 06, 10^h » 14 » » »
» 13. VI. 06, 10^h » 16 » » » usw.

Diese Zahlen ergeben drei Teilungen in 24 Stunden.

Über die Beeinflussung der Teilungsrate durch die Temperatur habe ich zuerst die folgenden Orientierungsversuche angestellt.

Am 14. VI. 06, 9h Vorm., ein Tier von der Wärmekultur 26½° C in Temperatur 17°—18° C gebracht.
» 15. VI. 06, 9h 30 » 1 stark ausgewachsenes Tier, noch nicht geteilt.
» 16. VI. 06, 9h 30 » 2 » ausgewachsene Tiere.
» 17. VI. 06, 9h » 4 » » »
» 18. VI. 06, 9h » 10 Tiere, die Kultur auf 8 Tiere reduziert.
» 19. VI. 06, 12h Mittag, 17 » » » » 8 » »
» 20. VI. 06, 11h Vorm., 16 » » » » 8 » »

Diese Versuche zeigen, daß bei einer Temperatur von 17—18° C die Tiere sich einmal in 24 Stunden teilen.

Darauf habe ich die Tiere bei einer Temperatur von 20—21° C kultiviert.

Am 21. VI. 06, 10h 45 Vorm., 28 Tiere, auf 8 Tiere reduziert.
» 22. VI. 06, 10h » 21 sehr stark ausgewachsene Tiere, auf 8 Tiere reduziert.
» 22. VI. 06, 5h Nachm., 16 ausgewachsene Tiere.
» 23. VI. 06, 9h Vorm., 30 stark ausgewachsene Tiere, auf 8 Tiere reduziert
» 24. VI. 06, 2½h Nachm., 32 Tiere, auf 8 Tiere reduziert.
» 25. VI. 06, 9h Vorm., 16 sehr stark ausgewachsene Tiere, auf 8 Tiere reduziert.
» 26. VI. 06, 9½h Vorm., 28 ausgewachsene Tiere.

Aus diesen Zahlen ergibt sich, daß bei einer Temperatur von 20—21° C die Kultur sich mehr als 1½mal in 24 Stunden teilt.

Diese Versuche zeigen außerdem, daß die Temperatur sofort auf die Teilungsrate einwirkt, und das sowohl bei der Erhöhung wie auch beim Sinken der Temperatur. Die von 26½° C in eine Temperatur von 17—18° C gebrachten Tiere zeigten schon am 1. Tage eine beträchtlich niedere Teilungsgeschwindigkeit (einmal in 24 Stunden), welche sie auch später bei derselben Temperatur beibehielten.

Um diese Ergebnisse weiter zu stützen, habe ich folgende Parallelversuche gemacht. Ich habe zwei gleich große Tiere aus der Hauptwärmekultur genommen, oder um die Befunde noch sicherer zu gestalten, bei vielen Versuchen zwei von einer und derselben Teilung stammende Tiere verwandt. Das eine von diesen habe ich bei derselben Temperatur weiter getrennt kultiviert, das andre in eine Temperatur von 22° C gebracht. Ich habe möglichst kleine Temperaturdifferenzen genommen (nur 4½—5° C), da bei zu großem Temperaturunterschied eventuell der Einwand gemacht werden könnte, daß durch das plötzliche Übertragen von 27° C in z. B. 14° C die Tiere geschädigt werden können. Ich habe außerdem für

sonst möglichst gleiche Existenzbedingungen der betreffenden Versuchstiere gesorgt. Die Tiere habe ich in gleich großen Uhrschälchen, in gleicher Quantität und Qualität von Wasser und bei peinlich gleicher Nahrungsmenge (ich habe immer die gleiche Zahl von *Stentor coeruleus* den beiden Versuchstieren zugesetzt) kultiviert. Die Ergebnisse dieser Experimente sind in der Tabelle S. 310 zusammengestellt.

Wie aus der Tabelle gleich zu ersehen ist, ist die Differenz in der Teilungsrate schon vom ersten Tag scharf ausgesprochen. In diesen Fällen, wo eine gleich große Zahl von Tieren gezählt worden ist (Versuche Nr. 5, 10, 11, 13), zeigten die Tiere erhebliche Größendifferenzen. Die in der Wärme standen gewöhnlich unmittelbar vor der Teilung, dagegen waren die Tiere in der niedrigen Temperatur durchschnittlich kleiner und noch weit von der Teilung entfernt. Die bei solchen Fällen an demselben Nachmittag gemachten Zählungen zeigten immer, daß die Tiere in der Wärme schon geteilt waren, dagegen die in der niederen Temperatur noch nicht (siehe Versuche 5, 4, auch 3). Die in den Versuchen 5, 4, 3 usw. zu beobachtende Übereinstimmung in den ersten Zahlen ist durch den ungeeigneten Zeitpunkt der Zählung entstanden. Am 2. Tag wurden gewöhnlich infolge des größeren Zeitraums und der höheren Zahl der Tiere diese Mißstände ausgeglichen, und es trat deutlich die große Differenz in den erreichten Zahlen bei den zwei verschiedenen Temperaturen ein. Z. B. bei der

höheren Temperatur haben wir 61, 27, 27, 27, 28, 34, 29 usw.
niederen Temperatur . . . 26, 16, 10, 8, 12, 7, 7

Diese Differenz wuchs nun am 3. Tage nach dem Einstellen des Experimentes enorm, z. B.

in der höheren Temperatur 84, 251, 67
in der niederen Temperatur 12, 26, 14.

Meistens habe ich die Experimente schon am 2. Tag eingestellt, da die Richtung der weiteren Entwicklung derselben ohne jeden Zweifel vorauszusehen war.

Die Ergebnisse dieser Experimente bestätigen die gewonnenen Resultate bei den früher besprochenen Orientierungsversuchen an *Dileptus* und gleichzeitig damit auch die Befunde an *Frontonia leucas*.

Bei *Dileptus* mußte ich mich auf diese Versuche beschränken, da eine genaue Feststellung der Kernplasmaverhältnisse bei diesem Infusor unmöglich ist. Die ausgezogene Körperform und die erheb-

Einfluß der Temperatur auf die Teilungsrate von *Dileptus gigas* Duj.

Nummer	Datum	Temperatur	Versuchstiere	1. Tag		2. Tag	3. Tag	Resultate	Bemerkungen
1	17. VI. 06	26½° C.	gleich	4		15	61	61	
		22° C.	große	3		8	26	26	
			Tiere						
2	20. VI. 06	27° C.	gleich	7		27		27	
		22° C.	große	4		16		16	
			Tiere						
3	22. VI. 06	27° C.	Tochter-	Vorm.	Nachm.				
		20° C.	tiere	2	4	10	84	84	
				1	2 noch klein	4	12	12	
4	22. VI. 06	27° C.	Tochter-	4 stark ausgewachsen	8 ausgewachsen	28	251	251	Die Versuchskultur 10 Tage in Temperatur 26½° C.
		20° C.	tiere	3 sehr klein	3 stark ausgewachsen	7	26	26	
5	22. VI. 06	27° C.	Tochter-	1 stark ausgewachsen	2 stark ausgewachsen	14	67	67	
		20° C.	tiere	1 noch klein	2 noch klein	6	14	14	
6	25. VI. 06	27° C.	gleich	6		27		27	
		20° C.	große	4		10		10	
			Tiere						
7	5. VII. 06	27¾° C.	gleich	2 gerade vor der Teilung		24		24	Die Tiere für die folgenden Experimente sind 1 Monat in Temperatur 27° C. gewesen.
		21° C.	große	4 noch klein		9		9	
			Tiere						
8	5. VII. 06	27¾° C.	Tochter-	6		28		28	
		21° C.	tiere	2		3		3	Der Versuch Nr. 8 ist als mißlungen zu betrachten.
9	5. VII. 06	27¾° C.	gleich	4		27		27	
		21° C.	große	3		8		8	
			Tiere						
10	5. VII. 06	27¾° C.	gleich	1		13		13	
		21° C.	große	1		4		4	
			Tiere						
11	8. VII. 06	26¾° C.	Tochter-	4 sehr stark ausgew.		28		28	
		21½° C.	tiere	4 klein		12		12	

Nummer	Datum	Temperatur	Versuchstiere	1. Tag	2. Tag	3. Tag	Resultate	Bemerkungen
12	8. VII. 06	26 3/4° C.	Tochter-	4	34		34	
		21 1/2° C.	tiere	2	7		7	
13	8. VII. 06	26 1/4° C.	Tochter-	2 vor der Teilung	17		17	
		21 1/2° C.	tiere	2 stark ausgewachsen	8		8	
14	8. VII. 06	26 3/4° C.	Tochter-	4	29		29	
		21 1/2° C.	tiere	2	7		7	
15	11. VII. 06	27 3/4° C.	Tochter-	4	17		17	Bei diesen Versuchen war das Futter nicht besonders reichlich, aber in gleicher Menge den Versuchstieren zugesetzt.
		21 1/2° C.	tiere	2	4		4	
16	11. VII. 06	27 3/4° C.	Tochter-	4	18		18	
		21 1/2° C.	tiere	2	7		7	
17	11. VII. 06	27 3/4° C.	Tochter-	4	27		27	
		21 1/2° C.	tiere	2	8		8	

liche Zusammenziehung des Tieres beim Fixieren machen die Messungen des Plasmavolumens fast unmöglich. In noch größerem Maße treten die Ungenauigkeiten bei der Messung der Kernmasse auf, da immer wenigstens Dutzende von kleinen Kernchen vorhanden sind.

Um das bei *Dileptus* Versäumte nachzuholen, habe ich in derselben Richtung mit einem für Messungen etwas günstigeren Infusor — *Stylonychia mytilus* — experimentiert.

b) Experimente und Messungen an Stylonychia mytilus (O. F. Müll.).

Stylonychia mytilus ist ein hypotriches Infusor mit fast ovalem Körper. Die eine Seite desselben, auf welcher der Mund liegt (die Bauchseite) ist kaum gewölbt, fast flach, die Rückenseite dagegen zeigt eine starke Wölbung. Das Tier besitzt zwei stäbchenförmige Makronuclei, von welchen je eines in der vorderen und hinteren Hälfte des Körpers gelegen ist. Jedem Makronucleus liegen zwei Mikronuclei an. Das Tier kultivierte ich in Uhrschälchen bei verschiedenen Temperaturen: 25° C, 17—19° C, 14° C und 10° C. Wie zu ersehen, zeigte nur die Zimmertemperatur (17—19° C) kleine Schwankungen, die andern blieben immer konstant. Ich habe auch bei *Stylonychia* für eine ausgiebige Fütterung gesorgt. Dieselbe erfolgte mit Colpidium, das ich in großen Mengen züchtete. Die Versuchsanordnung blieb dieselbe wie bei *Dileptus*.

Zuerst habe ich die Teilungsgeschwindigkeit von *Stylonychia* bei den verschiedenen Temperaturen bestimmt. Zu diesem Zwecke habe ich nur solche Tiere benutzt, welche wenigstens 2 Wochen lang in der betreffenden Temperatur kultiviert waren. Diese an und für sich unnötige Vorsicht habe ich nur darum angewandt, um etwaigen Einwänden vorzubeugen. Es könnte nämlich behauptet werden, daß, abgesehen von den eindeutigen Resultaten bei *Dileptus* und *Frontonia*, trotzdem beim langen Verbleiben der Tiere in einer gegebenen Temperatur weitere Verschiebungen in der Teilungsrate vorkommen können.

Von den vielen Versuchen, welche ich zur Bestimmung der Teilungsrate angestellt habe[1]), führe ich hier nur einzelne an, da alle im wesentlichen nichts Neues geben.

Temperatur 25° C.

Datum	Stunde	Zahl der Tiere	Reduziert auf	Zahl der Teilungen	Datum	Stunde	Zahl der Tiere	Reduziert auf	Zahl der Teilungen
17. IV. 06	11 Vorm.	1			23. IV. 06	12 Mittag	1		
18. IV. 06	11 Vorm.	4	2	2	24. IV. 06	11 Vorm.	8	8	3
19. IV. 06	12 Mittag	16	9	3	25. IV. 06	9 Vorm.	30	10	2
20. IV. 06	11.30 Vorm.	68		3	26. IV. 06	2 Nachm.	92	10	3.15
					27. IV. 06	1 Nachm.	80	10	3

Temperatur 25° C.

Datum	Stunde	Zahl der Tiere	Reduziert auf	Zahl der Teilungen	
23. IV. 06	11 Vorm.	1			
24. IV. 06	10 Vorm.	8	6	3	
25. IV. 06	10 Vorm.	30	14	2,25	
26. IV. 06	2 Nachm.	93	10	ca. 3	
27. IV. 06	1 Nachm.	90	10	3.12	
28. IV. 06	2 Nachm.	60	10	2,5	
29. IV. 06	1.15 Nachm.	62	10	2,5	
30. IV. 06	11 Vorm.	63	10	2,5	schwache
1. V. 06	11 Vorm.	36	10	1,8	Depression
2. V. 06	11 Vorm.	51	10	2,25	
3. V. 06	12½ Nachm.	72	10	2,8	

Temperatur 17° C.

Zahl der Tiere	Reduziert auf	Zahl der Teilungen	
10			
22	10	1,1	Am 2. V. wurde diese Zählkultur mit zehn Tieren von der Kultur 25° C. angelegt
25		1.25	

[1]) Fast bei jeder Temperatur 25° C, 17—19° C und teilweise bei 10° C) habe ich 5 Monate lang Zählkulturen geführt, welche ich für meine Arbeit über den Depressionszustand der Protozoen brauchte.

Aus den angeführten Zahlen geht deutlich hervor, daß sich *Stylonychia mytilus* bei einer Temperatur von 25° C fast dreimal in 24 Stunden teilt. Die kleinen Schwankungen, welche man in den gewonnenen Zahlen bemerkt, sind größtenteils auf die verschiedenen Stunden, in welchen ich die Zählungen vorgenommen habe, zurückzuführen.

Mit der Erniedrigung der Temperatur sinkt auch die Teilungsgeschwindigkeit, wie aus der folgenden Tabelle zu entnehmen ist.

Temperatur 17—19° C.

Datum	Zahl der Tiere	Reduziert auf	Zahl der Teilungen		Datum	Zahl der Tiere	Reduziert auf	Zahl der Teilungen	
12. IV. 06	1				12. V. 06	19	10	0,9	
13. IV. 06	4	4	2		13. V. 06	34	10	0,7	
14. IV. 06	12	10	1,5		14. V. 06	34	10	1,7	
15. IV. 06	24	10	1,2		15. V. 06	36	10	1,8	
16. IV. 06	30	10	1,5		16. V. 06	33	10	1,65	
17. IV. 06	28	10	1,4		17. V. 06	22	10	1,1	
18. IV. 06	25	1	1,25		18. V. 06	20	10	1	
19. IV. 06	4	4	2		19. V. 06	19	10	0,9	
20. IV. 06	14	10	1,8		20. V. 06	22	10	1,1	
21. IV. 06	27	10	1,35		21. V. 06	32	10	1,6	
22. IV. 06	32	10	1,6		22. V. 06	29	10	1,45	
23. IV. 06	35	1	1,75		23. V. 06	16	10	0,6	
24. IV. 06	3	3	1,5		24. V. 06	18	10	0,8	
25. IV. 06	7	7	1,17		25. V. 06	19	10	0,9	
26. IV. 06	17	10	1,2		26. V. 06	22	10	1,1	
27. IV. 06	17	10	0,7		27. V. 06	28	10	1,4	
28. IV. 06	21	10	1,05		28. V. 06	21	10	1,05	
29. IV. 06	21	10	1,05		29. V. 06	13	10	0.3	
30. IV. 06	32	10	1,6		30. V. 06	12	10	0,2	Depressionszustand
1. V. 06	18	10	0,8		31. V. 06	13	6	0,3	
2. V. 06	11	10	0,1	Depressionszustand	1. VI. 06	6	4	0	
3. V. 06	15	10	0,5		2. VI. 06	7	7	0,7	
4. V. 06	18	10	0,8		3. VI. 06	17	10	1,2	
5. V. 06	21	10	1,05		4. VI. 06	26	10	1,3	
6. V. 06	27	10	1,35		5. VI. 06	27	10	1,35	
7. V. 06	22	10	1,1		6. VI. 06	30	10	1,5	
8. V. 06	19	10	0,9		7. VI. 06	31	10	1,55	
9. V. 06	21	10	1,05		8. VI. 06	34	10	1,7	
10. V. 06	20	10	1		9. VI. 06	23	10	1,15	
11. V. 06	25	10	1,25		10. VI. 06	23	10	1,15	

Oder es teilen sich die Tiere in der Temperatur von 17—19° C (Zimmertemperatur) ca. $1^1/_2$mal in 24 Stunden.

Wird die Temperatur noch stärker herabgesetzt (14° C), so teilen sich die Tiere 1mal in 30 Stunden, um bei 10° C auf 1 Teilung in 48—50 Stunden herabzusinken, wie die folgende Tabelle es deutlich zum Ausdruck bringt.

Temperatur 10° C.

Datum	Stunde	Zahl der Tiere	Reduziert auf	Zahl der Teilungen		
26. IV. 06	10 Vorm.	10				
27. IV. 06	10 Vorm.	12	10	0,2	ausgewachsen	
28. IV. 06	10 Vorm.	11	10	0,1	stark ausgewachsen	
29. IV. 06	10.30 Vorm.	13	10	0,3		
30. IV. 06	9.30 Vorm.	16	10	0,6		
1. V. 06	9.30 Vorm.	16	10	0,6		
2. V. 06	9 Vorm.	18	10	0,8	noch klein	
3. V. 06	10 Vorm.	11	10	0,1		
4. V. 06	10 Vorm.	18	10	0,8		
5. V. 06	9.30 Vorm.	10	10	0,0		
6. V. 06	9.30 Vorm.	11	10	0,1	stark ausgewachsen	
7. V. 06	9.30 Vorm.	17	10	0,7	noch klein	
8. V. 06	11 Vorm.	15	10	0,5		
9. V. 06	2.30 Nachm.	13	10	0,3		
10. V. 06	10 Vorm.	13	10	0,3	ausgewachsen und in Teilung	
11. V. 06	12 Mittag	11	10	0,1	stark ausgewachsen	
12. V. 06	9.30 Vorm.	19	10	0,9	noch klein	
13. V. 06	10.30 Vorm.	11	10	0,1		Die Temperatur bis zu 13° C. gestiegen.
14. V. 06	9.30 Vorm.	21	10	1,05		
15. V. 06	8.45 Vorm.	16	10	0,6		
16. V. 06	8.30 Vorm.	16	10	0,6		
17. V. 06	8.15 Vorm.	15	10	0,5		
18. V. 06	8.30 Vorm.	18	10	0,8		
19. V. 06	8.15 Vorm.	17	10	0,7	kleine Tiere	
20. V. 06	9 Vorm.	14	10	0,4		

Vom 26. IV. bis zum 11. V. ist in der letzten Tabelle ein periodisches Sinken und Ansteigen der Teilungsgeschwindigkeit wahrzunehmen. Dies ist dadurch bedingt, daß nur fünf bis acht von den zehn Tieren, auf welche Zahl ich die Kultur jeden Tag reduzierte, so ziemlich in ihrer Teilung zusammentrafen, die andern dagegen sich

in den dazwischen liegenden Zeitintervallen teilten. Bei der langsamen Teilungsrate und bei der jeden Tag erfolgenden Zählung der Kultur kommt es zu einem anscheinend wellenförmigen Verlauf der Teilungsgeschwindigkeit. Vom 14. V. bis 20. V. habe ich die Temperatur dieser Versuchsreihe bis zu 13—14° C steigen lassen. Es wurde gleich darauf eine Steigerung der Teilung bemerkt. Bei dieser Temperatur teilten sich die Tiere 1 mal in ca. 34 Stunden.

Hand in Hand mit dem Herabsinken der Teilungsrate wächst die Teilungsgröße der Tiere. Zur Bestimmung derselben habe ich die gleichen, oben besprochenen Kulturen benutzt. Ich habe immer Tiere gleich nach der Teilung abgetötet (Pikrinessigsäure, Borax-Karmin) und gemessen, da in diesem Stadium, wie die Messungen an *Frontonia* zeigen, die Tiere ganz genau vergleichbar sind. Die Messungen habe ich mit schwachen Systemen (Ocul. 2, Objekt. 3, Tubuslänge 170) ausgeführt. Ich habe hauptsächlich zwei Dimensionen — Länge und Breite — sowohl vom Plasma wie vom Kerne genommen. Erst nachdem ich auf diese Weise die mittlere Größe für jede Temperatur gefunden, habe ich je fünf mittelgroße Tiere auch der Dicke nach gemessen. Ich wurde zu diesem Verfahren dadurch veranlaßt, daß es äußerst schwierig ist, die Tiere auf die Kante des Körpers (die dritte Dimension) einzustellen, und dann, weil es infolge der Unregelmäßigkeit des Körpers von *Stylonychia* nahezu unmöglich ist, ganz präzise Messungen der Dicke nach vorzunehmen.

Auch bei *Stylonychia* habe ich, wie das der Fall bei *Frontonia* war, nach den aufgenommenen Messungen, den Körper und den Kern bis zum Parallelopiped vervollständigt. Da es sich hier auch um Relationen handelt, beeinflußt dieses Ausrechnungsverfahren die Resultate weiter nicht. Ich möchte nur bemerken, daß bei dieser Ausrechnung das Kernplasmaverhältnis weit über die wirkliche Relation zugunsten des Plasmas ansteigt, da der Kern seiner Form nach weniger von der Parallelopipedform abweicht als das Plasma.

In den folgenden drei Tabellen habe ich die einzelnen Messungen über das Variieren der Größe des Kernes und des Plasmas bei einer Temperatur von 25° C, 10° C und Zimmertemperatur (17° C bis 19° C) zusammengestellt.

Temperatur 25° C.

Nr.	Körper Länge[1]	Körper Breite[1]	Kern Länge[1]	Kern Breite[1]
	Kultur A 28. IV. 06:			
1	10	7	2	1 [2]
			2½	1 [2]
2	11½	8½	2¾	1⅕
			3	1
3	11½	8½	2⅔	1⅕
			2¾	1
4	11½	8	3	1⅙
			2¾	1
4′	11½	8½	2½	1
			2¼	1
5	10¾	8	2½	⅘
			3	⅘
6	11½	8	3	1⅕
			3	1⅕
7	11½	9	2½	1⅕
			2¾	1¼
8	10	8½	2¾	1
			3	⅘
9	12	8½	3	1⅕
			3	1⅕
10	12	9	2⅘	1⅕
			2¾	1
11	12	8¾	2¾	1
			3	⅘
12	11½	8½	3	1⅕
			3¼	⅘
13	11½	8½	2½	1⅕
			2⅓	1
14	11½	8½	2¾	1
			3⅓	¾
15	11½	9	3½	¾
			3½	¾
16	11½	9⅓	2½	1
			2¾	1
17	12	9	2⅔	1
			3¼	⅘
18	12	9	3⅓	1
			3	1
19	11	8	2¾	1
			2¾	⅘
20	10¾	8⅓	3	1
			2⅓	1
21	11½	8	2⅓	1
			2¾	1
22	11½	9	2⅘	1
			3¼	1
23	11½	9	3	⅘
			3	1
24	11½	9	2¾	1
			3⅓	⅘
	11.4	**8.17**	**2.73**	**1.04**
			2.90	**0.94**
	Kultur A 7. V. 06:			
25	10½	7½	2¾	1
			2¾	1
26	9½	7	2⅔	1
			2⅔	1
27	9½	7½	2⅓	1
			2¾	1
28	10½	8	2⅔	¾
			2⅔	1
29	11	7	2⅓	1
			2⅔	1
30	10	7	2⅓	1
			2⅔	1
31	10	6	2½	1
			2½	1
32	9½	7	2	1
			2	1
33	10	6	2½	1
			2⅓	1
34	9	6	2⅓	1
			2⅔	1
35	10	6¾	2½	1
			3	¾
	11.45	**6.88**	**2.47**	**0.98**
			2.57	**0.98**

[1] In Teilstrichen des Ocularmikrometers ausgedrückt.

[2] Die Dimensionen der zwei Kerne: des vorderen und des hinteren.

Nr.	Körper		Kern	
	Länge	Breite	Länge	Breite
	Kultur B 30. IV. 06:			
36	10	6	$2^1/_3$	1
			2	1
37	10	$6^1/_2$	2	1
			$2^1/_3$	1
38	10	$6^1/_2$	$2^1/_3$	1
			2	1
39	9	7	2	1
			$2^1/_3$	1
40	$9^1/_2$	6	2	1
			$2^1/_2$	1
41	9	6	$2^1/_3$	1
			$2^1/_3$	1
	9.57	**6.3**	**2.83**	**1**
			2.90	**1**
	Kultur B 28. IV. 06:			
42	10	6	$2^1/_2$	1
			$2^1/_2$	1
43	10	$6^1/_2$	$2^1/_3$	1
			$2^1/_3$	1
44	$9^1/_2$	6	2	1
			2	1
45	10	$6^1/_2$	$2^1/_2$	1
			$2^1/_2$	1
46	10	6	2	1
			2	1
47	9	6	2	1
			$2^1/_3$	1
48	$9^1/_2$	6	$2^1/_2$	1
			2	1
49	9	$6^1/_2$	$2^1/_2$	1
			2	1
50	10	6	$2^1/_2$	1
			2	1
51	10	6	2	1
			$2^1/_3$	1
52	9	$5^1/_2$—6	2	1
			2	1
53	10	6	$2^1/_2$	1
			2	1
54	$9^1/_2$	$6^1/_3$	2	1
			$2^1/_2$	1
55	$9^1/_2$	6	$2^1/_2$	1
			2	1
56	9	6	2	1
			2	1
57	9	$6^1/_2$	2	1
			$2^1/_2$	1
58	10	7	$2^3/_4$	1
			$2^1/_2$	1
59	$9^1/_2$	7	$2^1/_3$	1
			$2^1/_2$	1
60	10	7	2	1
			$2^1/_2$	1
61	9	$6^1/_2$	$2^1/_2$	1
			$2^1/_3$	1
62	9	6	$2^1/_3$	1
			$2^1/_2$	1
63	9	$6^1/_2$	2	1
			$2^1/_2$	1
	9.52	**6.26**	**2.26**	**1**
			2.26	**1**
	Kultur C 3. V. 06:			
64	10	7	$2^1/_3$	1
			$2^1/_2$	1
65	9	7	$1^1/_2$	1
			$1^1/_2$	1
66	10	7	2	1
			2	1
67	10	$6^1/_3$	$2^1/_2$	1
			2	1
68	10	$6^1/_2$	$2^1/_2$	1
			2	1
69	$10^1{}_2$	$6^1/_2$	$2^1/_3$	1
			$2^1/_3$	1
70	10	6	$2^1/_2$	1
			$2^1/_2$	1
71	10	6	$2^1/_3$	1
			2	1
72	$9^1/_3$	$6^1/_2$	2	1
			2	1
	9.76	**7.41**	**2.2**	**1**
			2.09	**1**

Nr.	Körper		Kern	
	Länge	Breite	Länge	Breite
	Kultur C 12. V. 06:			
73	10	7	3	1
			2 1/3	1
74	9	7 1/2	2	1
			2 1/3	4/5
75	8	6 1/2	2	1
			2	1
76	8 1/2	6 1/2	2	1
			2 1/2	4/5
77	9 1/2	6 1/2	2 1/4	1
			2 1/2	1
78	8 1/2	6 2/3	2 1/3	1
			2 1/2	1
79	9	6 1/2	2	1
			2 1/2	1
80	9	7	2 2/3	3/4
			2 1/2	3/4
81	9	6 1/2	2 1/2	1
			2 1/2	4/5
82	8 1/2	6 1/2	2 1/2	4/5
			2 1/3	1
83	9	7 1/2	2 1/2	4/5
			2 2/3	4/5
84	9	7	2 1/2	4/5
			2 1/2	1
85	9 1/2	7	2 1/2	5/6
			2	1
86	9	7	2 1/2	5/6
			3	4/5
87	10	7	2	1
			3	5/6
88	9	7	2 1/4	1
			2 1/4	1
89	9	7	3	4/5
			3	4/5
90	9	7	2	1
			3	4/5
91	9	7	2 1/2	5/6
			2 2/3	4/5
92	9	7	2	1
			3	1
93	9 3/4	7	3	4/5
			2 1/3	4/5
94	8	6 1/2	2	1
			2 1/3	4/5
95	8	6 1/2	2	1
			2	4/5
96	9	7	2 2/3	1
			2 1/2	1
97	8 1/2	7	2	1
			2 2/3	1
98	9 1/2	7	1 3/4	1
			2	1
99	9	7	2 1/4	1
			3	4/5
100	8	6 1/2	2	1
			2 1/4	1
101	8	6 1/2	2 1/2	1
			1 4/5	1 1/3
102	8 3/4	7	2 1/3	4/5
			2 1/4	1
103	9 1/2	7	2	1
			2 1/2	4/5
104	8 1/2	7	2 2/3	1
			2 1/3	1
	8.90	**6.86**	**2.31**	**0.93**
			2.44	**0.91**
	Kultur D 11. V. 06:			
105	10	7	2 1/3	1
			2 1/2	4/5
106	9 1/2	7	2	1
			2 2/3	4/5
107	9 1/2	7	2 1/3	1
			2 1/3	1
108	9	7	2 1/4	1
			2 1/2	4/5
	9.5	**7**	**2.23**	**1**
			2.50	**0.85**

Temperatur 17—19° C. Kultur M 7. V. 06.

Nr.	Körper		Kern	
	Länge	Breite	Länge	Breite
1	12	8½	3 2⅔	1 1
2[1]	10½	8½	3 2⅔	1 1
3[1]	10½	8⅓	2½ 3	1⅕ 1⅓
4	11	8¾	2¾ 3	1 1
5	11	9	2⅔ 3	1 1
6	11	9½	3 2¾	1 1⅕
7	11½	9	3 2½	1 1⅕
8	11	9	3 3	1 1
9	11¾	8½	2½ 3	1⅕ 1
10	11¾	8¾	2¾ 2⅔	1⅕ 1⅕
11	11	9	2⅓ 3	1⅕ 1⅕
12	12	9	3¼ 3¼	1 1
13	11	9	3 3	1 1
14	12	8½	3 3	1⅕ 1⅕
15[1]	11	9½	3⅓ 3	1 1
16[1]	11	9½	3 3½	1 1
17	12	9	3 2¾	1¼ 1⅕
18	11½	9	3¼ 3	1 1
19	11½	8¾	3 3⅕	1⅕ 1
20	11½	8½	2½ 2¾	1¼ 1
21	11½	8	2⅓ 2½	1⅕ 1
22	11½	8½	2¾ 2½	1¼ 1¼
23	12	9	3¼ 3	1 1
24[1]	11	9	2⅓ 2⅓	1⅕ 1
25[1]	11	9	3¼ 3	1 1
26	11⅓	9	2½ 3	1 1
27	11	8½	2¾ 3	1 1⅕
28[1]	11½	8⅓	2¾ 2¾	1 1
29[1]	11½	8	3 2¾	1 1⅕
30	11½	8	2¾ 2½	1⅕ 1⅕
31	12	8½	2¾ 2¾	1⅕ 1⅕
32[1]	11½	8½	3 3	1 ⅘
33[1]	11½	8⅘	2½ 2½	1 1
34[1]	11½	9	2¾ 3	1⅕ 1
35[1]	11	9	3⅓ 3	⅘ 1
36	11½	8	2½ 3	1⅕ 1⅕
37	11	8½	2¾ 3	⅘ 1
38	12	9	3 3	⅘ 1
39	11¾	8⅓	2½ 3	1⅙ 1⅕
40	11½	9	2⅘ 3	1⅕ 1
	11.39	**8.74**	**2.83** **2.90**	**1.07** **1.07**

[1]) Tochtertiere.

Temperatur 10° C.

Nr.	Körper		Kern		Nr.	Körper		Kern	
	Länge	Breite	Länge	Breite		Länge	Breite	Länge	Breite
1	12	8	2½ 2½	1½ 1½	23	14	8½	2⅔ 3	1½ 1⅓
2	14	9	2½ 3	1½ 1¼	24	13½	9¼	3 2½	1⅓ 1¼
3	14	9	3 3	1⅓ 1⅓	25	12	9	3 3	1⅕ 1⅕
4	12½	9	3 3¼	1 1½	26	12⅔	9	2⅔ 2⅔	1½ 1½
5	12	10	3 3⅓	1⅓ 1⅓	27	12	8	3 3	1 1
6	13½	9½	3 3	1½ 1⅓	28	13	9¼	3 3¼	1 1
7	13½	8⅓	2¾ 3	1½ 1½	29	13½	8½	3¼ 3½	1⅓ 1⅓
8	13½	9	3 3	1½ 1⅓	30	13½	9	2½ 2½	1½ 1¼
9	14	9	3 3½	1⅓ 1¼	31	13	9	3 3	1½ 1⅓
10	13½	9	3 3¼	1¼ 1⅓	32	12½	9	2¾ 2¾	1½ 1½
11	13	9	3 3	1½ 1½	33	12½	9	3 3	1½ 1½
12	12½	9	3 2¾	1½ 1½	34	13	9	2½ 3	1½ 1⅓
13	13	9⅓	3 3	1½ 1½	35	13	9	2⅔ 2¾	1⅓ 1⅓
14	13	8½	3 3¼	1⅓ 1⅓	36	12½	9	3 3¼	1¼ 1
15	12½	9	2¾ 3	1½ 1⅓	37	14	9	3 3	1⅓ 1⅓
16	13	9	3 2¾	1⅓ 1⅓	38	13	8½	2⅔ 2⅔	1⅓ 1⅓
17	14	9	3 3	1⅓ 1⅓	39	13½	9	3 3	1¼ 1⅕
18	12½	8½	3 3	1¼ 1¼	40	12	8⅔	2½ 2⅔	1¼ 1⅕
19	12½	8	3 3	1½ 1¼	41	12	10	2⅔ 2¾	1½ 1⅓
20	12½	9	3 3	1½ 1½	42	12	9	2½ 3	1½ 1¼
21	13	9½	3 3	1½ 1½	43	12	9	2½ 3	1⅓ 1¼
22	13	8	2¾ 3	1⅓ 1⅓	44	12	9½	3 3	1⅓ 1⅓

Nr.	Körper		Kern		Nr.	Körper		Kern	
	Länge	Breite	Länge	Breite		Länge	Breite	Länge	Breite
45	$12^1/_3$	10	$2^1/_2$ $2^1/_2$	$1^1/_2$ $1^1/_2$	47	$12^1/_2$	$9^1/_4$	3 3	$1^1/_3$ $1^1/_4$
46	12	9	$2^3/_4$ 3	$1^1/_2$ $1^1/_4$		**13.70**	**9**	**2.85** **2.96**	**1.38** **1.32**

Die mittleren Werte von den vorhergehenden Zahlen sind die folgenden:

Kultur 25° C.

Körper			Kern				
Länge	Breite	Dicke	Länge, I	Länge, II	Breite, I	Breite, II	Dicke
9.73	**6.60**	**4.50**	2.30	2.37	0.98	0.95	**0.80**
			4.67		**0.96**		

Volumen des Körpers . . 288.99
Volumen des Kernes . . 3.58
Kernplasmarelation . **80.7**

Kultur 17°—19° C.

Körper			Kern				
Länge	Breite	Dicke	Länge, I	Länge, II	Breite, I	Breite, II	Dicke
11.39	**8.73**	**5.35**	2.85	2.89	1.06	1.03	**1.15**
			5.74		**1.04**		

Volumen des Körpers . . 531.95
Volumen des Kernes . . 6.87
Kernplasmarelation . **77.4**

Kultur 10° C.

Körper			Kern				
Länge	Breite	Dicke	Länge, I	Länge, II	Breite, I	Breite, II	Dicke
12.80	**9**	**6.30**	2.85	2.94	1.32	1.30	**1.25**
			5.79		**1.31**		

Volumen des Körpers . . 705.76
Volumen des Kernes . . 9.5
Kernplasmarelation . **74**

Die Größenunterschiede der Tiere fallen gleich ins Auge. Während in der Wärme die Tiere ein Volumen von 288,99 für das Plasma und von 3,58 für den Kern aufweisen, steigt dieses Volumen in der Kälte bis 705,76 für das Plasma und 9,5 für den Kern. Oder das Plasma zeigt in der Kälte ein Anwachsen von 2,442 von der ursprünglichen Größe, der Kern von 2,86. Die Tiere von der Zimmerkultur nehmen eine Mittelstellung zwischen diesen zwei Extremen ein. Die Größe schwankt hier um den folgenden Wert: Volumen des Plasmas 531,95, Volumen des Kernes 6,87.

Die aus diesen Zahlen ausgerechnete Kernplasmarelation zeigt nun, daß dieselbe, wenn wir die Kernplasmarelation bei den Wärmetieren als Vergleich benutzen, mit dem Hinuntersteigen der Temperatur eine allmähliche Verschiebung zugunsten des Kernes erfährt, d. h. die Kältetiere zeigen im Verhältnis zu den Wärmetieren nicht nur einen absolut größeren Kern, sondern die Tiere in der Kälte besitzen auch im Verhältnis zum Plasma relativ größere Kerne als die Wärmetiere.

Diese Resultate stimmen vollkommen überein mit denjenigen, die ich durch Messungen an *Frontonia* bei verschiedenen Temperaturen gewonnen habe. Ähnliche Angaben, d. h. daß die Kältetiere einen verhältnismäßig größeren Kern als die Wärmetiere zeigen, hat viel früher auch R. Hertwig an *Paramaecien* gemacht.

Diese Übereinstimmung in den Kernplasmaverhältnissen bei *Frontonia* und *Stylonychia* läßt von vornherein auch eine Übereinstimmung im Verhalten der Tiere gegenüber der Einwirkung der Temperatur erwarten. Dies zeigten tatsächlich die in dieser Richtung gemachten Versuche. Für diese habe ich gewöhnlich mehrere (je zehn) möglichst gleich große Tiere aus der Wärmekultur genommen. Einen Teil davon habe ich bei derselben Temperatur weiter kultiviert, den andern je nach den Versuchen in verschieden niedrige Temperaturen getan. Dieses Verfahren ist zwar nicht so genau, aber es läßt trotzdem die rasche Einwirkung der Temperatur ohne weiteres erkennen.

Je 10 Ausgangstiere von der Thermostatkultur 25° C.[1])

Nr. der Versuche		10. V. 06, 9 Vorm.	11. V., 10 Vorm.	12. V., 9½ Vorm.
1	Temp. 25° C.	10	44/10	**70**
	» 17° C.	10	33/10	**24**
	» 14° C.	10	20/10	**19**

[1]) Überall gebrauche ich die folgende Schreibweise: 40/10 d. h. Zahl der Tiere 40, reduziert auf 10.

Nr. der Versuche				
2	Temp. 17° C.	12. V., 11 Vorm. 10	13. V., 11½ Vorm. **22**	
	» 14° C.	10	**19**	
3	Temp. 17° C.	13. V., 11½ Vorm. 10	14. V., 11 Vorm. **22**	
4	Temp. 25° C.	14. V.. 2½ Nachm. 10	15. V., 9½ Vorm. 42	16. V., 8½ Vorm.
	» 14° C.	10	19/10	18 10
	» 14° C.	17. V., 8½ Vorm. 19/10	18. V., 8¾ Vorm. 18/10	19. V., 8¾ Vorm. 20/10
	» 14° C.	20. V., 9½ Vorm. 20/10	21. V., 10 Vorm. 18	
5	Temp. 14° C.	15. V., 10½ Vorm. 10	16. V., 11½ Vorm. 14	
6	Temp. 14° C.	16. V., 11½ Vorm. 10	17. V., 8½ Vorm. 19/10	18. V., 10 Vorm. 18/10
	» 14° C.	19. V., 9½ Vorm. 15/10	20. V., 10 Vorm. 20/10	21. V., 10½ Vorm. 20/10
	» 14° C.	22. V., 10 Vorm. 20/10	23. V., 10 Vorm. 23/10	24. V., 8¾ Vorm. 20
7	Temp. 14° C.	18. V., 9½ Vorm. 10	19. V., 9½ Vorm. 14	
8	Temp. 14° C.	19. V., 9 Vorm. 10	20. V., 10½ Vorm. 16/10	21. V., 10½ Vorm. 20/10
	» 14° C.	22. V., 10 Vorm. 19/10	23. V., 10 Vorm. 16	
9	Temp. 14° C.	21. V., 9 Vorm. 10	22. V.. 10 Vorm. 19/10	23. V., 10 Vorm. 20
10	Temp. 14° C.	22. V., 10½ Vorm. 10	23. V., 10 Vorm. 20	
11	Temp. 14° C.	21. V., 12 Mittag 10	22. V., Vorm. 21/10	23. V., 10½ Vorm. 20

Nach diesen mit *Frontonia leucas* und *Dileptus gigas* übereinstimmenden Resultaten habe ich nur einige Kontrollversuche nach genau demselben Verfahren wie bei *Dileptus* angestellt, d. h. ich bin bei diesen Versuchen von Tochtertieren ausgegangen. Das eine Tier habe ich bei 25° C, das andre bei 14° C weiter kultiviert.

Ausgang: Thermostatkultur 25° C.

	23. V., 12 Mittag	24. V., 8½ Vorm.	25. V., 8½ Vorm.
Temp. 25° C.	1 } Tochtertiere	2 } ausgewachsen	7 stark ausgewachsen
» 14° C.	1 }	1 }	2 ausgewachsen

	26. V., 11 Vorm.	27. V., 9½ Vorm.
» 25° C.	23	66
» 14° C.	5	12

	25. V., 9½ Vorm.	26. V., 9 Vorm.	27. V., 9¾ Vorm.
Temp. 25° C.	1 } Tochtertiere	4 } gleich groß	14
» 14° C.	1 }	1 }	2

	28. V., 10 Vorm.
» 25° C.	51
» 14° C.	3

Wie aus der kurzen Tabelle hervorgeht, fallen die Ergebnisse dieser Versuchsserie mit der vorher besprochenen zusammen. Beim Durchsehen der zwei letzten Tabellen ist zu bemerken, daß die für die gegebene Temperatur normale Teilungsrate sich schon bei der ersten Teilung einstellte. Eine Nachwirkung der Temperatur war auch bei *Stylonychia* nicht zu bemerken.

Um nun zu sehen, ob nicht vielleicht nach dem Versetzen in eine niedere Temperatur die Körper- oder die Kerngröße trotzdem eine allmähliche Steigerung im Laufe der Teilungen erfährt, habe ich eine viele Hunderte von Tieren zählende Wärmekultur[1]) in eine Temperatur von 14° C gebracht. Im Laufe der vier ersten Tage habe ich jeden Morgen viele Tiere gleich nach der Teilung abgetötet und auf deren Kernplasmaverhältnisse untersucht. Die gewonnenen Resultate lasse ich hier folgen.

[1]) Die Tiere dieser Kultur zeichneten sich durch ihre Kleinheit aus. Über die Größenschwankungen der verschiedenen Kulturen einer und derselben Temperatur siehe die Tabellen S. 316–318 und den Text (Kapitel VI).

Thermostatkultur 25° C am 16. V. 06, 9 Vorm. in Temperatur 14° C gebracht.

1. Messungen am 17. V. 06 — 9½ Vorm.

Nr.	Körper		Kern		Nr.	Körper		Kern	
	Länge	Breite	Länge	Breite		Länge	Breite	Länge	Breite
1	10	7	2	1 1/6	12	10 3/4	7	2 1/4	1 1/5
			2 1/2	1 1/6				2 3/4	1 1/5
2	10	7	2 2/3	1	13	11	6 3/4	3	1
			2 1/5	1 1/5				2 1/2	1
3	10 1/2	7 1/4	2 1/3	1 1/5	14	10 3/4	7	2 1/2	1 1/4
			2 1/2	1 1/5				3	1 1/5
4	10	7	2 1/3	1 1/6	15	11	7	2 1/2	1 1/5
			2 3/4	1				3	1 1/5
5	11	7	2 3/4	1 1/5	16	10 1/2	7	2	1
			3	1 1/5				2 3/4	1 1/5
6	10 1/2	7	2 1/2	1 1/5	17	10 3/4	7	2 1/2	1 1/5
			2 1/3	1 1/5				2 1/2	1 1/5
7	11	8	2 1/2	1 1/5	18	10	7	2	1 1/5
			2 3/4	1 1/5				2 1/2	1 1/5
8	12	7 1/2	3	1 1/6	19	10	7	2	1 1/5
			3	1 1/6				2 1/2	1
9	11 1/2	7 1/2	2 1/3	1 1/5	20	10 1/3	7	2 1/2	1 1/5
			2 1/2	1 1/5				2 1/3	1 1/5
10	10	7	2 1/2	1 1/5	21	11	7	2 1/2	1 1/5
			2	1 1/5				3	1 1/5
11	11	7	2 1/2	1 1/5		**10.65**	**7.09**	**2.46**	**1.17**
			2 1/2	1 1/5				**2.61**	**1.21**

2. Messungen am 18. V. 06, 9¾ Vorm.

1	10	7	2 2/3	1 1/5	9	10 1/3	6 1/2	2 1/2	1 1/5
			2 2/3	1 1/5				2 3/4	1 1/5
2	10 3/4	7	2 2/3	1 1/5	10	10 1/2	6 2/3	2 1/3	1 1/3
			2 1/2	1 1/6				2 1/2	1 1/5
3	10 1/3	7	2 2/3	1 1/5	11	11	6 1/2	2 2/3	1 1/4
			2 2/3	1				2 2/3	1 1/4
4	10 1/2	7	2 1/2	1 1/5	12	10	7	2 3/4	1 1/5
			2 3/4	1 1/6				3 1/3	1
5	10	7	2 1/2	1 1/5	13	10 1/3	6 2/3	2 2/3	1 1/3
			2 3/4	1				3	1 1/5
6	10 1/2	7	3	1 1/5	14	10	7	2 3/4	1 1/5
			2 3/4	1 1/5				2 3/4	1 1/5
7	10 1/2	7	2 1/2	1 1/5	15	11	7	2 2/3	1 1/4
			2 1/2	1 1/5				2 3/4	1 1/5
8	10	6 1/3	2 1/2	1 1/4	16	10	7	2 2/3	1 1/5
			3	1				2 2/3	1 1/5

Nr.	Körper		Kern		Nr.	Körper		Kern	
	Länge	Breite	Länge	Breite		Länge	Breite	Länge	Breite
17	10 1/3	6 3/4	2 1/2	1 1/4	22	10	7	2 3/4	1 1/5
			2 1/3	1 1/5				2 1/2	1 1/3
18	10	6 3/4	2 1/2	1 1/5	23	10	6 3/4	2 1/2	1 1/5
			3	1				2 2/3	1 1/5
19	10 1/2	7	2 3/4	1 1/5	24	10	7	2 2/3	1 1/5
			2 2/3	1 1/5				2 2/3	1 1/5
20	10	6 1/2	2 1/3	1 1/5	25	11	7	2 3/4	1 1/4
			2 1/2	1 1/5				3	1
21	10	6 3/4	2 1/2	1 1/5		**10.30**	**6.86**	**2.61**	**1.23**
			2 3/4	1				**2.72**	**1.15**

3. Messungen am 19. V. 06, Vorm.

1	10	7 2/3	2 2/3	1 1/2	14	11	7	2 1/3	1 1/5
			2 2/3	1 1/2				2 2/3	1
2	10	7	2 1/2	1 1/5	15	11	7	2 1/2	1 1/2
			2 2/3	1 1/3				2 1/2	1 1/2
3	10 2/3	7	2 2/3	1 1/3	16	10	7	3	1 1/5
			2 1/2	1 1/2				3	1 1/5
4	11	7 1/3	2 2/3	1 1/5	17	10	7	2 2/3	1 1/3
			2 2/3	1 1/5				3	1 1/5
5	11	7	2 3/4	1 1/5	18	10	7	2 1/2	1 1/2
			2 2/3	1 1/3				2 1/3	1 1/5
6	10 1/2	7	2 1/2	1 1/5	19	11	7 1/2	3	1 1/5
			2 1/3	1 1/2				2 1/2	1 1/3
7	10	7	2 1/2	1 1/2	20	11	8	2 3/4	1 1/5
			2 3/4	1 1/3				2 3/4	1 1/5
8	10	7	2 2/3	1 1/4	21	10	7	2 1/2	1 1/3
			2 1/2	1 1/5				2 2/3	1 1/3
9	10	7 1/3	2 1/2	1 1/2	22	10	7	2 1/2	1 1/3
			2 1/2	1 1/5				2 1/2	1 1/3
10	10	7	2 3/4	1 1/4	23	11	6 3/4	2 1/2	1 1/4
			2 2/3	1 1/5				2 3/4	1 1/5
11	11	7	2 3/4	1 1/2	24	10	7	2 3/4	1 1/3
			3	1 1/3				2	1 1/2
12	11 1/2	7 1/2	2 3/4	1 1/5	25	11	7	2 1/4	1 1/2
			2 1/2	1 1/2				2 1/2	1 1/2
13	11	7	2 1/2	1 1/3		**10.50**	**7.12**	**2.62**	**1.32**
			2 2/3	1 1/3				**2.61**	**1.32**

4. Messungen am 20. V. 06, Vorm.

1	10 1/2	8	2 1/2	1 1/3	4	11	8 1/2	2 1/2	1 1/3
			3	1 1/3				2 2/3	1 1/2
2	11	8	3	1 1/5	5	11	7	2 1/2	1 1/4
			2 3/4	1 1/5				2 2/3	1 1/5
3	11	8	2 1/2	1 1/5	6	10 1/2	8 3/4	2 1/2	1 1/5
			2 3/4	1 1/3				2 1/2	1 1/5

Nr.	Körper		Kern		Nr.	Körper		Kern	
	Länge	Breite	Länge	Breite		Länge	Breite	Länge	Breite
7	10	$8^2/_3$	$2^2/_3$ $2^2/_3$	$1^1/_3$ $1^1/_5$	15	11	8	$2^2/_3$ $2^3/_4$	$1^1/_5$ $1^1/_5$
8	11	8	$2^1/_4$ $2^2/_3$	$1^1/_2$ $1^1/_3$	16	11	8	$2^1/_2$ $2^2/_3$	$1^1/_5$ $1^1/_5$
9	11	7	$2^1/_2$ $2^3/_4$	$1^1/_3$ $1^1/_5$	17	10	7	$2^1/_4$ $2^1/_4$	$1^1/_5$ $1^1/_5$
10	10	8	$2^1/_5$ $2^1/_4$	$1^1/_3$ $1^1/_4$	18	$10^1/_2$	8	$2^1/_2$ $2^1/_2$	$1^1/_4$ $1^1/_5$
11	$10^1/_2$	8	$2^1/_5$ $2^1/_4$	$1^1/_5$ $1^1/_3$	19	11	8	$2^1/_3$ $2^1/_2$	$1^1/_5$ $1^1/_3$
12	11	$7^2/_3$	3 $2^3/_4$	$1^1/_5$ $1^1/_5$	20	11	8	3 $2^1/_2$	1 $1^1/_5$
13	11	$7^1/_3$	$2^2/_3$ $2^1/_2$	$1^1/_3$ $1^1/_5$	21	11	7	$2^1/_2$ $2^2/_3$	$1^1/_5$ $1^1/_5$
14	11	$7^2/_3$	$2^1/_2$ $2^1/_3$	$1^1/_3$ $1^1/_5$		**10.76**	**7.83**	**2.54** **2.60**	**1.25** **1.25**

5. Messungen am 21. V. 06, Vorm.

1	11	7	$2^3/_4$ $2^1/_4$	$1^1/_5$ $1^1/_2$	5	$10^1/_2$	$7^1/_2$	$2^1/_2$ $2^1/_3$	$1^1/_5$ $1^1/_5$
2	11	7	$2^1/_2$ $2^1/_2$	$1^1/_5$ $1^1/_4$	6	11	8	$2^1/_2$ $2^3/_4$	$1^1/_5$ $1^1/_5$
3	11	8	$2^1/_2$ $2^1/_2$	$1^1/_5$ $1^1/_5$		**10.75**	**7.36**	**2.51** **2.47**	**1.20** **1.26**
4	10	7	$2^1/_3$ $2^1/_2$	$1^1/_5$ $1^1/_5$					

Aus den angeführten Zahlen geht hervor, daß die in eine niedrigere Temperatur gebrachten Tiere schon einen Tag später die für diese Temperatur normale Körper- und Kerngröße annehmen[1]).

Nach diesen Messungsbefunden an *Frontonia* und *Stylonychia* ist nicht anzunehmen, daß die Kernplasmarelation bei den Experimenten mit *Dileptus* sich anders verhalten würde. Alles deutet daraufhin, daß die Verlangsamung der Teilungsrate mit einer Vergrößerung der Kernmasse und der eng damit verbundenen Zunahme der Zellteilungsgröße Hand in Hand geht.

[1]) In den folgenden Tagen ist nur eine geringe Steigerung der Körpergröße zu beobachten (vgl. Tabelle 4), welche im Vergleich mit der Größenzunahme nach der ersten Teilung verschwindend ist.

IV.

In den vorhergehenden Kapiteln habe ich versucht, das enge Ineinandergreifen des Kern- und Plasmawachstums näher zu ergründen und dessen Bedeutung für das Verständnis der Zellteilung hervorzuheben. Bei allen diesen Betrachtungen habe ich, von theoretischen Schlußfolgerungen allein ausgehend, angenommen, daß der Anlaß zur Teilung in dem durch das nicht parallele Wachstum von Plasma und Kern entstandenen Mißverhältnis in der Kerplasmarelation — der Kernplasmaspannung — zu suchen ist. Es muß eine die Zellteilung bewirkende Ursache vorhanden sein. Diese wenn auch einleuchtenden theoretischen Schlußfolgerungen sind nicht imstande, die schweren Einwände, welche gegen sie erhoben werden können, zu entkräften, um so weniger, als diese Einwände sich aus der Betrachtung der Wachstumskurven von Plasma und Kern selbst ergeben. Wenn nämlich die Zellteilung, wie ich sie der Kernplasmarelationslehre nach aufgefaßt habe, ein regulatorischer Prozeß ist, welcher die Herstellung der normalen Kernplasmaverhältnisse der Zelle, wie sie gleich nach der Teilung gegeben sind, ermöglicht, so ist ja dieser Zustand gerade vor der Zellteilung schon erreicht. In diesem Moment sind sowohl der Kern wie auch das Plasma bis zur doppelten Ausgangsgröße herangewachsen und die Zelle in bezug auf ihre Kernplasmarelation schon in einen normalen Zustand versetzt (siehe den Verlauf der Kernplasmawachstumskurven). Wenn es nun am Ende des Zellwachstums nicht nur zu einem Ausgleich der Kernplasmaspanuung allein, sondern, was noch wichtiger ist, auch zu einer vollkommenen Wiederherstellung der Kernplasmarelation kommt, warum teilt sich dann trotzdem die Zelle?

Von diesen möglichen, sehr berechtigten Einwänden ausgehend, habe ich die folgende Überlegung angestellt.

Sollte wirklich die Kernplasmaspanuung der anstoßgebende Moment für die Zellteilung sein, so muß das in dem verschiedenen Verhalten der Tiere bei Versuchen, durch welche die Kernplasmarelation in jedem Moment des Zellebens zwischen zwei aufeinanderfolgenden Teilungen verändert werden kann, zum Ausdruck kommen. Wird es nun möglich sein, den Moment der Kernplasmaspannung zu verschieben, d. h. die Zelle von dem Punkt y der Teilungskurve auf einmal in den Punkt x (Fig. 10) zurückzuversetzen, so muß sich die Teiluug der Zelle verspäten, und zwar um so mehr, je näher die

Zelle durch den künstlichen Eingriff an den Ausgangspunkt der Kurve gebracht worden ist.

Trifft ferner die Voraussetzung, daß die Kernplasmaspannung der anstoßgebende Moment für die Zellteilung ist, das Richtige, so muß, sowie einmal dieser Moment überschritten ist, jede weitere Veränderung in der Kernplasmarelation ohne Einfluß auf den Moment der Zellteilung bleiben. Der Teilungsvorgang würde schon eingeleitet sein, und jeder weitere Eingriff, vorausgesetzt, daß derselbe nicht schädigend auf die Lebensfunktionen der Zelle einwirkt (Kältestarre usw.), kann höchstens nur dazu beitragen, den Teilungsvorgang in abnorme Bahnen zu lenken, ohne ihn aber verhindern zu können. Denn es ist wiederholt beobachtet worden, daß, sowie einmal ein Lebensprozeß ausgelöst ist, derselbe sich bis zum Ende abzuspielen pflegt, trotzdem der Auslösungsmoment nicht mehr vorhanden ist.

Der Ausführung dieser hier verzeichneten Versuche stehen drei Wege offen. Man kann 1. auf den Kern allein, 2. nur auf das Plasma, 3. auf beide gleichzeitig einwirken.

Die Einwirkung auf den Kern (Verminderung der Kernsubstanz durch Anstechen) bietet große Schwierigkeiten und ist nicht möglich, ohne gleichzeitig auch das Plasma in Mitleidenschaft zu ziehen. Ich habe mich darum auf die zwei letzten Versuchsmethoden beschränkt.

Durch eine sehr spitze Nadel (ich habe Uhrmachernadeln und feine Glasnadeln benutzt) konnte ich beim Anstechen des Körpers die Plasmamasse und damit die Kernplasmarelation der Zelle in jedem Moment ihres Lebens nach Belieben ändern. Ich operierte mit *Frontonia*, welche ich in einer konstanten Temperatur von 14° C gezüchtet habe. Bei dieser Temperatur sind die Tiere nicht nur bedeutend größer als in der Wärme, sondern auch die Teilungsrate ist stark herabgesetzt (eine Teilung in ca. 90 Stunden), beides wichtige Momente, welche bei der Ausführung der Experimente von großem Vorteil sind.

Hier lasse ich die gewonnenen Resultate folgen. Eine einheitliche Auffassung derselben zu geben, werde ich am Schlusse dieses Berichtes versuchen.

Durchschneidungsversuche an *Frontonia leucas*.

a) I. Serie. — Versuche an Tieren vor dem Teilungswachstum des Kernes.

Nr.	Zustand der Versuchstiere	Verlauf des Experimentes	Teilung des operierten Tieres	Teilung des normalen Tieres
1	20. IV. 07, $2^1/_2$ Nachmittag. Das Tier höchstens ca. 30 bis 40 Stunden nach der Teilung.	Eingriff: $^1/_3$ von dem vorderen Ende des Körpers abgetragen. Der Kern unversehrt. 21. IV. 07, $9^1/_2$ Vormittag. Das Tier so groß, als ob soeben aus einer Teilung hervorgegangen. Der Kern größer als normal. Die Mundöffnung ist regeneriert. 1 contr. Vacuole. 22 IV., $12.^{15}$ Nachmittag. Das Tier so groß wie 3—4 Stunden nach der Teilung. 23. IV., 24. IV., } 12 Mittag. Das Tier wächst langsam heran. 25. IV., $9.^{15}$ Vormittag. Das Tier herangewachsen. Die Körperform normal. 26. IV., 8 Vormittag. Das Tier sehr stark herangewachsen. Mit Nahrung angefüllt. 26. IV., gegen Mitternacht muß sich das Tier geteilt haben. 27. IV., 8 Vormittag. 2 gleich große und normale Tochtertiere.	26. IV. 07, ca. Mitternacht hat sich das Tier geteilt.	Das Tier sollte sich gegen 23. IV. teilen.
			Durch die Operation ist eine Verspätung in der Teilung von etwa $2^1/_2$ Tagen hervorgerufen.	
2	20. IV. 07, $12.^{30}$ Nachmittag. Das Tier sehr nahe dem Teilungswachstum des Kernes.	Eingriff: Mehr als $^1/_3$ vom vorderen Körperende samt der Mundöffnung abgeschnitten. Es schien mir, daß auch ein Teil vom Kerne mit herauspräpariert wurde. 21. IV., 10 Vormittag. Die Mundöffnung regeneriert. 22. IV., 23. IV., } $12^1/_2$ Nachmittag. { Das Tier stark ausgewachsen. Körperform normal. 25. IV., 9 Vormittag. Das Tier so groß wie vor der Teilung. Der Körper ist stark mit Nahrung angefüllt. 26. IV., $11^1/_2$ Vormittag. Das Tier in Teilung. — Die beiden Teilhälften gleich groß.	Das Tier hat sich am 26. IV., $11^1/_2$ Vormittag geteilt.	
3	Zwei Tochtertiere (vom 14. IV. 07, 10 Vormittag).	Eingriff I: $^1/_3$ des Protoplasmas abgetrennt. Der Kern unverletzt geblieben. Eingriff II: 18. IV., 3 Nachmittag. Das Tier noch nicht ganz ausgewachsen. Der Kern groß. Das Tier nochmals operiert. $^1/_4$ des Plasmas (hinteres Ende) abgetrennt.		Das eine Tochtertier hat sich am 18. IV. 07, 10 Nachmittag geteilt.

Das eine Tier operiert am 18. IV. 07, 10 Vormittag. Das andre weiter kultiviert.

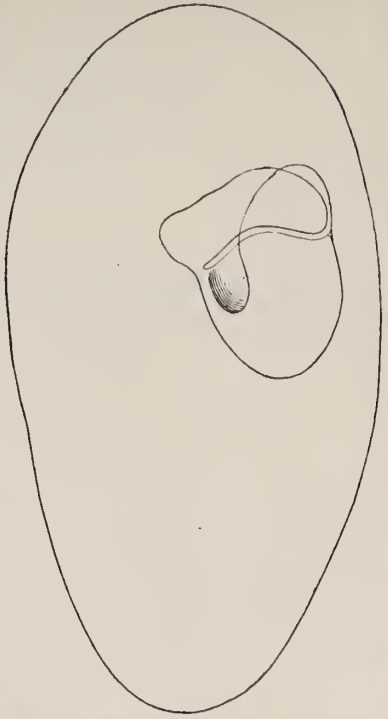
Eingriff III: Am 19. IV., 11 Vormittag. $^1/_3$ des Plasmas entfernt.

Eingriff IV: 20. IV., 3 Nachmittag. Das Tier stark ausgewachsen (wie eine *Frontonia* nahe vor der Teilung). — Operiert: Fast die Hälfte (vorderes Ende) des Protoplasmas entfernt. — Der große Kern wurde im Tiere gelassen.

21. IV. 07, 10.15 Vormittag. Das Tier sehr schwach ausgewachsen. Nahrungsaufnahme gering. Ein kleiner Teil vom Kerne abgeschnürt. Das Tier abgetötet. — Der Kern sehr groß und stark gebogen (Fig. 17.)

Das Tier von neuem operiert:

Fig. 17.



4 Zwei Tochtertiere (vom 11. IV. 07, 7 Nachmittag). Das eine Tier vor Beginn des Teilungswachstums des Kernes operiert: 15. IV., 5.15 Nachmittag. Das andre weiter gezüchtet.

Eingriff: Am 15. IV., 5.15 Nachmittag. Kurz vor Beginn des Teilungswachstums habe ich $^1/_3$ des Plasmas entfernt. Der Kern unversehrt geblieben.

16. IV., $^1/_2$9 Vormittag. Das operierte Tier wächst langsam heran.

17. IV., $^1/_2$10 Vormittag. Das operierte Tier wächst langsam heran.

18. IV., 6 Nachmittag. Das Tier teilt sich.

Das operierte Tier hat sich am 18. IV. 07, 6 Nachmittag geteilt.

Das eine Tochtertier hat sich am 16. IV. 07, 10 Nachmittag geteilt.

Durch die Operation ist eine Verspätung in der Teilung von 44 Stunden vorgekommen.

Nr.	Zustand der Versuchstiere	Verlauf des Experimentes	Teilung des operierten Tieres	Teilung des normalen Tieres
5	Zwei gleich große Tiere; höchstens 10 Stunden vor der Teilung. 15. IV. 07, $5^1/_2$ Nachmittag.	Eingriff I: Am 15. IV., $5^1/_2$ Nachmittag, $^1/_5$ des Plasmas abgetrennt. 17. IV. Das operierte Tier sehr stark herangewachsen. Eingriff II: Am 17. IV., 5 Nachmittag. Das Tier zum zweiten Male operiert. Der Kern noch nicht im Teilungswachstum. 18. IV., 9 Vormittag. Das Tier stark ausgewachsen. 18. IV., 3 Nachmittag. Das operierte Tier in Teilung. — Die hintere Hälfte kleiner als die vordere.	Durch zwei nacheinanderfolgende Operationen (am 15. IV. und 17. IV.) konnte ich die Teilung bis zum 18. IV., 3 Nachmittag verschieben.	Das normale Tier hat sich in der Nacht vom 15. IV. geteilt. Am 18. IV., 3 Nachmittag hat sich das Tier zum zweiten Male geteilt.
			Es ist eine Verspätung in der Teilung von ca. 3 Tagen erzielt.	
6	Das Tier noch nicht im Teilungswachstum; aber sehr groß.	Eingriff I: 25. IV., 3 Nachmittag. $^1/_3$ des Plasmas (hinteres Ende) abgetrennt. Eingriff II: 26. IV., $8^1/_2$ Vormittag. Das Tier stark ausgewachsen, angefüllt mit Nahrung. Das Tier von neuem operiert: $^1/_4$ des Plasmas (hinteres Ende) abgeschnitten. Eingriff III: 27. IV., 10 Vormittag. Das Tier sehr groß. Abermals operiert: $^1/_4$ des Plasmas abgetrennt. Eingriff IV: 28. IV., $9.^{20}$ Vormittag. Das Tier sehr groß und breit geworden, unzweifelhaft größer als ein normales Tier. Ein kleiner Teil vom Plasma (hinteres Körperende) abgetrennt. Eingriff V: 29. IV., $2^1/_2$ Nachmittag. Die Hälfte des Plasmas (hinteres Ende) abgetrennt. Der Kern unversehrt geblieben. 30. IV., $^3/_4 10$ Vormittag. Das Tier kaum beweglich. Der Kern übermäßig groß. 1. V., 3 Nachmittag. Das Tier gestorben.		Normalerweise sollte sich das Tier am 26. IV. teilen.

7	Ein ausgewachsenes Tier. Das Teilungswachstum noch nicht angefangen. 20. IV. 07, 11 Vormittag.	Eingriff I: 20. IV. 07, 11½ Vormittag. Mehr als die Hälfte des Plasmas (hinteres Ende) abgetrennt. Der Kern unversehrt geblieben. 21. IV., 10 Vormittag. Das Tier ausgewachsen (fast ¾ der Größe eines in Teilung befindlichen Tieres). Eingriff II: 22. IV., Mittag. Das Tier stark ausgewachsen. Nahe des Teilungswachstums. Operiert: ⅓ vom Plasma (hinteres Ende) abgetrennt. Der Kern intakt gelassen. Eingriff III: 23. IV. Das Tier stark ausgewachsen, fast größer wie ein normales Tier vor der Teilung. Operiert: ¼ vom Plasma weggeschnitten. Eingriff IV: 24. IV., Mittag. Das Tier größer, wie normal vor der Teilung. Operiert: Mehr als die Hälfte des Plasmas abgetrennt. Der ganze ? Kern unversehrt geblieben. Fig. 18. 25. IV., 9 Vormittag. Das Tier kaum ausgewachsen. Nahrungsaufnahme spärlich. Die Körperform unregelmäßig (Fig. 18). 26. IV., 8.15 Vormittag. Die Größe des Tieres übertrifft nicht diejenige eines Tieres gleich nach der Teilung. — Die Form des Körpers unregelmäßig. 27. IV., 11.15 Vormittag. Das Tier etwas ausgewachsen (wie 15 Stunden nach der Teilung). Körperform noch ganz anormal. 28. IV. } Das Tier kaum mehr ausgewachsen — Form des 29. IV. } Körpers ganz anormal. 30. IV. } Spärliche Nahrung vorhanden. — Körperform anormal. 1. V. } 2. V., 8 Vormittag. Das Tier sieht wie encystiert aus. 3. V. Der gleiche Zustand. 4. V. Das Tier tot.	Durch wiederholte Operationen wurde die Teilung unmöglich gemacht. Das Tier starb am 4. V., Vormittag ab.	Normalerweise hätte sich das Tier am 21. IV., Nachmittag geteilt.

Nr.	Zustand der Versuchstiere	Verlauf des Experimentes	Teilung des operierten Tieres	Teilung des normalen Tieres
8	Das Tier noch weit von dem Teilungswachstum. 21. IV. 07, 9 Vormittag.	Eingriff: 21. IV., 9 Vormittag. Operiert: Nur $^1/_4$ von dem ursprünglichen Tier mit der Mundöffnung und mit einem Teil des Kernes übriggeblieben. Das Tier winzig klein und ganz kugelig. 22. IV., 10 Vormittag. Das Tier fast nicht angewachsen. Nahrungsvacuolen vorhanden. 23. IV., $^3/_4$10 Vormittag. Das Tier etwas größer geworden (noch nicht so groß wie ein Tier gleich nach der Teilung). Körperform anormal (Fig. 19). 24. IV. } Das Tier kaum größer geworden. 25. IV. } Bewegungen sehr träge. 26. IV. Die Körperform noch ganz unregelmäßig; Nahrungsaufnahme äußerst gering. Bewegungen träge. 27. IV. Das Tier gestorben.		

Fig. 19.

Viele andre Versuche zeigen einen ähnlichen Verlauf. Da ich diese nach einer andern Richtung ausgedehnt habe, werde ich sie in einer späteren Veröffentlichung im Zusammenhang besprechen.

b) II. Serie. Versuche nach dem Beginn des Teilungswachstums des Kernes.

Nr.	Zustand der Versuchstiere	Verlauf des Experimentes	Teilung des operierten Tieres	Teilung des normalen Tieres
9	17. IV. 07, 12 Mittag. Das Tier ohne äußere Merkmale der Teilung. Das Teilungswachstum des Kernes schon angefangen. Normal sollte sich das Tier ca. 3 Nachmittag teilen.	Eingriff: 1/3 des Plasmas von der hinteren Hälfte des Tieres abgetrennt. — Bei der Teilung (2.55 Nachmittag) entstand ein ähnliches Bild wie Fig. 20. 18. IV., 8.15 Vormittag. Das Tier *b* beträgt 3/4 von der Größe des normalen Tieres *a*. 19. IV., 10 Vormittag. 20. IV., 3 1/2 Nachmittag. 21. IV., 10 1/2 Vormittag. } Die Tiere wachsen in demselben Größenverhältnis. 22. IV., 9 Vormittag. Das Tier *a* in Teilung. 23. IV., ca. 4 Uhr in der Frühe. Das Tier *b* in Teilung.	Das Tier hat sich um 2.55 Nachmittag geteilt. Die hintere, kleinere Hälfte (*b*) hat sich am 23. IV. ca. 4 Uhr in der Frühe geteilt.	Normalerweise sollte sich das Tier ca. 3 Nachmittag teilen. Die vordere Hälfte (*a*) des operierten Tieres hat sich am 22. IV., 9 Vormittag geteilt. Die Teilung der hinteren Hälfte (*b*) ist mit 19 Stunden Verspätung erfolgt.
10	17. IV. 07, 11.40 Vormittag. Das Tier stark ausgewachsen; vor der Teilung. Normalerweise wird die Teilung ca. 1 Nachmittag eintreten.	Eingriff: Die hintere Hälfte des Tieres angestochen. 2/3 des Plasmas entfernt. — Bei der Teilung (1.15 Nachmittag) entstand ein ähnliches Bild wie Fig. 21. 17. IV., 3/4 7 Nachmittag. Das Tier *b* beträgt 1/3 oder weniger von dem normalgroßen Tiere *a*. 18. IV., 8.15 Vormittag. 19. IV., 10 Vormittag. } Die Tiere wachsen in demselben Größenverhältnis. Das Tier *b* mit hellem Plasma; nimmt nicht viel Nahrung in sich auf. 20. IV., 9 1/2 Vormittag. 21. IV., 10.45 Vormittag. } Die Nahrungsaufnahme des Tieres *b* gering. Das Plasma sehr durchsichtig. Das Tier *a* normal.	Die Teilung ist um 1.15 Nachmittag eingetreten. Das Tier *b* hat sich am 26. IV., ca. 11 Nachmittag geteilt. Die Teilung des Tieres *b* ist mit 87 Stunden verspätet.	Normal sollte sich das Tier ca. 1 Nachmittag teilen. Am 22. IV., 8 Vormittag hat sich das Tier *a* geteilt.

Fig. 20.

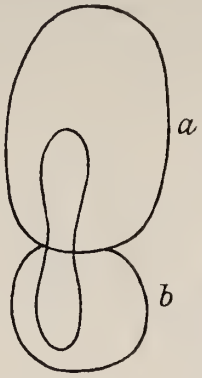
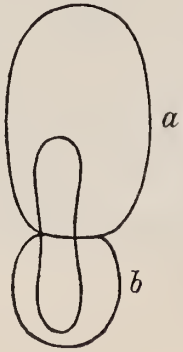


Fig. 21.



Nr.	Zustand der Versuchstiere	Verlauf des Experimentes	Teilung des operierten Tieres	Teilung des normalen Tieres
		22. IV., 8 Vormittag. Das Tier *a* hat sich geteilt; das Tier *b* sieht aus wie ein Tier 4 Stunden nach der Teilung. 25. IV., 9 Vormittag. Das Tier *b* stark ausgewachsen, fast größer als ein normales Tier vor der Teilung. — Das Tier prall mit Nahrung gefüllt. 26. IV., ca. 11 Nachmittag. Das Tier *b* hat sich geteilt. — Die Tochtertiere gleich groß.		
11	18. IV. 07, 12 Mittag. Der Kern des Tieres ist sehr stark ausgewachsen; ohne Andeutung zur Teilung. Das Plasma zeigt noch keine Einschnürung. Normalerweise sollte sich das Tier ca. $2^1/_2$ Nachmittag teilen.	Eingriff: $^1/_4$ des Plasmas (der hinteren Hälfte) abgetrennt. Der Kern unverletzt gelassen. Um 2 Nachmittag der Kern schon geteilt. — Es entstand ein ähnliches Bild wie Fig. 22. Um $2^1/_2$ Nachmittag die Teilung der Zelle beendet. — Die Tochtertiere abgetötet. Fig. 22. 	Das Tier hat sich am 18. IV., $2^1/_2$ Nachmittag geteilt.	Normalerweise sollte sich die Teilung ca. $2^1/_2$ Nachmittag abspielen.
			Durch die Operation ist keine Verspätung in der Teilung eingetreten.	
12	6. V. 07, $^3/_4$3 Nachmittag. Ausgewachsenes Tier. Der Kern schon im Teilungswachstum.	Eingriff: Mehr als $^2/_3$ vom Protoplasma der hinteren Körperhälfte abgetrennt. Ein Teil des Kernes ragte nach der Operation aus dem Körper hinaus. 5 Nachmittag. — Das Tier in Teilung: ähnliches Bild wie Fig. 22. 6. V. 07, um $5^1/_2$ Nachmittag. — Die Teilung zu Ende.	Um $5^1/_2$ Nachmittag, 6. V. 07, hat sich das Tier geteilt.	Die Teilung wird ca. 5—$5^1/_2$ stattfinden.
			Durch die Operation ist keine Verspätung in der Teilung eingetreten.	

Wie aus der Tabelle hervorgeht, lassen sich die Versuche in zwei Gruppen einteilen: 1. solche, welche vor dem Beginn des Kernteilungswachstums und 2. solche, welche nach diesem Moment ausgeführt worden sind. Es fällt gleich auf, daß das Verhalten der Tiere bei diesen zwei Versuchsserien grundverschieden ist.

In der ersten Versuchsserie habe ich durch Herausdrücken eines Teiles des Plasmas von Tieren, deren Kern sich noch im funktionellen Wachstum befand, die Kernplasmarelation der Zelle zugunsten des Kernes verändert (das Tier wurde durch den Operationseingriff z. B. von dem Punkt α der Teilungskurve auf einmal in den Punkt β versetzt [Fig. 10]). Um sich teilen zu können, muß das Tier durch neues Anwachsen des Protoplasmas die für die Teilung nötige Kernplasmaspannung erreichen. In allen diesen Fällen fand ich in der Tat eine Verspätung der Teilung, welche um so größer war, je näher das Tier durch das Experiment an seinen Ausgangspunkt (gleich nach der Teilung) gebracht war. Wie das Experiment Nr. 4, bei welchem nur $^1/_3$ vom Protoplasma entfernt wurde, zeigt, beträgt die Verspätung in der Teilung 44 Stunden, beim Experiment Nr. 1 ist eine Verspätung von $2^1/_2$ Tagen eingetreten (bei diesem Tiere habe ich $^1/_3$ von dem vorderen Ende des Körpers abgetragen)[1] usw.

Sowie aber das zum Experiment verwendete Tier die Kernplasmaspannungsgrenze überschritten hat, d. h. sowie der Kern in das Teilungswachstum eingetreten ist, hat das Entfernen eines Teiles des Plasmas keinen Einfluß mehr auf den Zeitpunkt der Teilung. Das Tier teilt sich mit dem übriggebliebenen Teil des Plasmas in genau derselben Zeit wie das normale Vergleichstier (siehe die Tabelle). Diese Versuche zeigen, daß der anstoßgebende Moment der Teilung in dem Augenblick der Kernplasmaspannung zu suchen ist. Sowie die Zelle diesen Moment überschritten hat, ist die Teilung derselben schon eingeleitet und kein äußerer Eingriff kann sie mehr verhindern. Diese Versuche zeigen außerdem, daß das letzte Moment des Kern- und Plasmawachstums (das Moment vor der Teilung), in welchem die Kernplasmarelation der Zelle wieder die normale Größe erreicht, nicht das ursächliche Moment der Teilung sein kann, denn trotz alledem geht die schon früher eingeleitete Teilung der Zelle zu Ende.

---

[1] Vergleiche auch die verschieden große Verspätung in der Teilung der Tiere *b* in den Versuchen Nr. 9 und Nr. 10.

Außerdem zeigen die Versuche mit Tieren, welche sich im Stadium des Teilungswachstums des Kernes befanden, daß die Verspätung der Teilung bei der ersten Versuchsreihe (bei Tieren mit funktionellem Wachstum des Kernes) nicht in irgendeiner durch die Operation hervorgerufenen Schädigung zu suchen ist, sondern daß diese Verspätung mit den oben angeführten Veränderungen in der Kernplasmarelation ursächlich zusammenhängt. Würde nämlich irgendwelche Schädigung für die Verspätung der Teilung mit in Betracht kommen, dann ist durchaus nicht einzusehen, warum dieser schädigende Einfluß nicht auch in dem zweiten Fall, d. h. bei Tieren mit schon eingeleitetem Kernteilungswachstum zum Ausdruck kommt. Die Tiere teilen sich hier in der normalen Zeit. Da das Plasma bei den Tieren dieser zweiten Gruppe nicht genügende Zeit hat, um von neuem heranzuwachsen, kommt es bei der Teilung dieser operierten Tiere zu äußerst merkwürdigen Größenunterschieden zwischen den zwei Teilhälften, auf die ich näher eingehen will.

Wie aus den Skizzen, welche der Tabelle beigefügt sind, hervorgeht, schneidet die Teilungsebene nach einer Operation (z. B. Entfernung eines Drittels des Plasmas von dem vorderen oder hinteren Ende) nicht in der Mitte des übriggebliebenen Tieres durch, sondern genau an der Stelle, wo sie normalerweise vor sich gehen sollte. Es entstehen infolgedessen zwei ungleich große Tochtertiere. Wenn durch die Operation ein sehr großer Teil des Plasmas, fast die Hälfte, entfernt worden ist, dann entsteht nach der Teilung ein normal großes Tier und ein winzig kleines, kugeliges Tier, bei dem die Hälfte des Kernes des ursprünglichen Muttertieres nur von einer sehr dünnen Plasmaschicht umgeben ist. In diesem Falle sieht das operierte Tier wie ein Ei mit einem abgeschnürten Richtungskörper aus [1]). Auffallend bei allen diesen so sehr ungleichwertigen Teilungen ist es, daß der Kern sich immer gleichmäßig teilt. Auf die theoretischen Schlußfolgerungen, welche aus diesem Verhalten des Kernes zu ziehen sind, werde ich am Ende dieses Abschnittes näher eingehen.

Die durch die Operation entstandenen kleinen Tiere bleiben ziemlich lange Zeit am Boden des Gefäßes liegen und zeigen erst nach Verlauf eines Tages wieder lebhafte Bewegungen. Von dieser Beobachtung ausgehend, habe ich die Experimente variiert, wobei ich von folgendem Gedankengang geleitet wurde.

[1]) Dieser Vergleich soll nicht auf eine tiefere Ähnlichkeit dieser zwei Prozesse hinweisen. Auf diese Fragen werde ich in einer späteren noch nicht abgeschlossenen experimentellen Arbeit über *Frontonia* näher eingehen.

Durch die Untersuchungen R. Hertwigs an *Actinosphaerium*, *Dileptus*, *Paramaecium*, durch die Untersuchungen Calkins (*Paramaecium*), Loran de Woodruffs (verschiedene *Hypotrichen*) und meine Untersuchungen an *Stylonychia* ist als bewiesen zu betrachten, daß die Protozoen durch eine andauernde lebhafte Tätigkeit schließlich in einen Zustand gelangen, in welchem sie ein abnormes Anwachsen des Kernes aufweisen[1]). In diesem Zustande, den Calkins Depressionszustand nannte, nehmen die Tiere keine Nahrung in sich auf und bleiben unbeweglich am Boden des Kulturgefäßes sitzen. Damit sie sich wieder erholen können, muß eine Resorption der überflüssigen Kernsubstanz von seiten des Protoplasmas stattfinden. Ist das Plasma nicht mehr imstande, die Resorption herbeizuführen, so erliegt die Zelle dieser starken Depression.

Die durch die ungleichmäßige Teilung entstandenen kleinen Tiere besaßen, wie erwähnt, einen verhältnismäßig sehr großen Kern. Da aber das Protoplasma dieser Tiere noch nicht durch eine lange andauernde Tätigkeit erschöpft war und durch langsames Wachstum noch eine Regulation zwischen den Kernplasmaverhältnissen herbeiführen konnte, erholten sich die Tiere allmählich und wuchsen weiter bis zu der normalen Teilungsgröße. Es ist möglich, daß am 1. Tage nach der Operation auch eine kleine Resorption des Kernes stattfand. Ich habe zur Klarstellung dieses Punktes keine Messungen gemacht.

Um nun die Zelle in einen tiefen Depressionszustand zu versetzen, habe ich das folgende Verfahren eingeschlagen. Das nach der Operation herangewachsene Tier operierte ich abermals. Das Tier erholte sich wieder allmählich, wenn auch viel langsamer als das erstemal, und das Wachstum begann von neuem. Auf dieselbe Weise wiederholte ich die Operation vier- bis fünfmal. Auffallend war, daß nach der zweiten und dritten Operation die Tiere längere Zeit die infolge des Durchschneidens entstandene unregelmäßige Gestalt des Körpers behielten. Das ist ein Zeichen für die immer schwerer erfolgende Erholung. Nach der fünften Operation (Versuch Nr. 6) konnte sich das Tier nicht mehr erholen, behielt die unregelmäßige Körperform, bewegte sich kaum merklich und starb nach 2 Tagen. Solche Resultate ergaben auch die andern ähnlichen Experimente (siehe Versuch Nr. 7).

---

[1]) Zwar berücksichtigt Calkins dieses Anwachsen des Kernes nicht, es ist aber aus seinen Abbildungen deutlich zu ersehen.

Zur Erklärung derselben ist anzunehmen, daß das Plasma bei den ersten Operationen noch genügend Kraft besaß, um durch langsames Anwachsen und eventuell durch eine teilweise Resorption des Kernes die Zelle allmählich in einen normalen Zustand zurückzuführen Durch das wiederholte Zurückversetzen der Zelle in einen abnormen Funktionszustand (mit sehr großem Kerne) erlischt allmählich die Regulationsfähigkeit des Protoplasmas. Die Erholung der Zelle wird schließlich unmöglich, und sie erliegt der tiefen Depression. Durch Experimente kann man auf diese Weise dasselbe nachahmen, was bei normaler Tätigkeit der Zelle sich von selbst einzustellen pflegt; denn auch bei dieser wird infolge der vielen nacheinanderfolgenden Depressionszustände die Erholung der Zelle immer schwerer, bis die Zelle schließlich, wenn sie sich selbst überlassen bleibt, nicht mehr imstande ist, die Kernplasmaverhältnisse selbst zu regulieren. Die Parallele zwischen dem experimentellen und normalen Verlauf dieser Erscheinungen ist vollkommen. Im ersten Falle, d. h. durch die Experimente, wird dieser Prozeß nur beschleunigt.

Bis jetzt haben wir die Kernplasmaspannung als anstoßgebenden Moment für die Teilung der Zelle kennen gelernt. Es fragt sich nun, ob nicht im Moment der Durchschnürung des Kernes und des Plasmas rein physikalische Faktoren in Betracht kommen. Es ist anzunehmen, daß bei der Durchschnürung der Zelle die Oberflächenspannung des Kernes und des Plasmas eine gewisse Rolle spielen wird, wie es besonders Bütschli zu beweisen versucht hat.

Zur Entscheidung dieser Frage habe ich folgende Experimente angestellt. Bei einem Tier, welches das Teilungswachstum des Kernes fast beendet hatte, habe ich mehr als die Hälfte des Protoplasmas in der Weise weggetrennt, daß der ganze Kern in der andern Hälfte des Tieres blieb. Am nächsten Morgen fand ich in der Tat den Kern in zwei Stücke zerlegt, das Plasma blieb dagegen ungeteilt[1]) Dieser Versuch spricht für die Annahme, daß der Durchschnürungsvorgang bei der Kernteilung von rein physikalischen Momenten abhängig ist.

Es scheint mir aber, daß die Oberflächenspannung allein unzureichend ist, die Teilung des Protoplasmas zu erklären. Denn man

---

[1]) Ich muß hier erwähnen, daß dieser Versuch mir nur einmal gelungen ist. Bei allen andern ähnlichen Experimenten blieb der Kern ungeteilt, vielleicht, weil er noch nicht das nötige Wachstum erreicht hatte.

kann bei der Operation von Tieren, die sich gerade im Teilungswachstum befinden, beobachten, daß die Teilungsebene, wenn weniger als die Hälfte vom Protoplasma abgetrennt wird, doch genau an derselben Stelle einschneidet, wo sie auch normalerweise durchschneiden sollte. Es kann sogar vorkommen, daß die Teilungsebene gerade in die Stelle der stärksten Oberflächenspannung (die Stelle der stärksten Krümmung) einschneidet. Wäre die Oberflächenspannung das einzig maßgebende physikalische Moment für die Durchschneidung des Protoplasmas gewesen, so wäre dieser Verlauf der Durchschneidungsebene nicht erklärlich. Dieselbe sollte an der Stelle der geringsten Oberflächenspannung, d. h. an der Stelle der geringsten Krümmung — der Mitte der Zelle — durchschneiden. Das ist aber nicht der Fall.

Ob nicht durch das Zellwachstum im Plasma eine Stelle besonderer physikalischer Beschaffenheit gebildet wird, durch welche immer die Teilungsebene, sogar bei Störung des normalen Teilungsverlaufes, einschneidet, werden die zum Teil schon im Gange befindlichen Untersuchungen erweisen [1]).

V.

Bisher habe ich an der Hand von Beobachtungen an *Frontonia*, *Dileptus* und *Stylonychia* ein Bild der komplizierten wechselseitigen Beziehungen von Kern und Protoplasma während der verschiedenen Momente des Zellebens zu entwerfen und die hier herrschende Gesetzmäßigkeit klarzulegen gesucht. Es drängt sich nun unwillkürlich die Frage auf, ob nicht hinter dieser großen Gesetzmäßigkeit des Ineinandergreifens der Plasma- und Kernwachstumsvorgänge ein tieferes chemisch-physikalisches Problem steckt und ferner, ob nicht deshalb die Kernplasmarelationslehre Hertwigs gerade den geeignetsten Forschungsweg für die Aufklärung dieser Grundprobleme der Zellforschung zu zeigen berufen ist. Zur Aufstellung dieser

[1]) Hier möchte ich nur die Beobachtung erwähnen, daß, wie zu erwarten ist, bei der nächsten Teilung des normal großen und des kleineren Tieres, welche aus den oben verzeichneten, durch die Operation hervorgerufenen ungleichmäßigen Teilungen hervorgehen, Differenzen in der Teilungszeit auftreten; das kleinere Tier teilt sich viel später als das normal große. Interessant ist nun das Verfolgen der Teilung dieses durch die Operation direkt beeinflußten Tieres. Wenn es das hintere Tier gewesen ist (die Operation habe ich gewöhnlich am hinteren Ende ausgeführt), so ist auch bei der zweiten Teilung das hintere Tier kleiner als das vordere. Erst gegen die vierte Teilung nach der Operation werden die Teilungshälften der Zelle gleich groß.

Fragen hat man um so mehr Anlaß, als ich während meiner Ausführungen in sehr innigen Kontakt mit Vorgängen gekommen bin, welche die enge Beziehung der Prinzipien der Kernplasmarelationslehre zu rein chemisch-physikalischen Vorgängen ohne weiteres deutlich durchblicken lassen. Ich muß aber die Verhältnisse genauer darstellen und dabei auf früher Gesagtes zurückgreifen.

Es war eine durchgehend bei allen Versuchen zu beobachtende Tatsache, daß die Erniedrigung der Temperatur verlangsamend auf die Zellteilungsrate einwirkte und daß Hand in Hand mit dieser Verlangsamung eine Vergrößerung des Kernes stattfand, die Erhöhung der Temperatur bis zu einem gewissen Grade dagegen beschleunigend auf die Teilungsrate wirkte. Der Kern zeigte in diesem Falle durchgehend eine Verminderung[1]).

Dieselbe Beeinflussung durch die Temperatur zeigen die chemisch-physikalischen Prozesse; auch sie werden entsprechend der Temperaturerniedrigung verlangsamt. Auffallend dabei ist, daß manche einer genauen Messung leicht zugänglichen Lebensprozesse, z. B. die Pulsierung der contractilen Vacuole bei den Infusorien usw., worauf neuerdings Kanitz aufmerksam gemacht hat, vollkommen parallel mit der Veränderung der Intensität der chemischen Prozesse beim Wechsel der Temperatur verlaufen[2]).

Es ist anzunehmen, daß auch die assimilatorischen Prozesse, welche ja zweifellos eine chemische Grundlage haben, direkt durch die Temperatur beeinflußt werden, und das um so mehr, als bei den Zellwachstumsvorgängen die osmotischen Erscheinungen eine wichtige Rolle spielen. Es ist naheliegend, daß das Hinuntersteigen der Temperatur eine Veränderung in der Dichtigkeit der diosmierenden Flüssigkeiten und in dem Aggregatzustand der trennenden Membran (der Kernmembran) herbeiführt und daß dieser osmotische Zustand in der Vergrößerung des Kernes seinen morphologischen Ausdruck findet. Wenn wir dann den nachfolgenden Satz aufstellen: die Zellen besitzen bei niederer Temperatur einen im Verhältnis zum Proto-

[1]) Von einer für die verschiedenen Infusorien verschieden hoch liegenden Temperatur aufwärts kommt es abermals zu einem raschen Hinuntersinken der Teilungsrate und schließlich zu völligem Stillstand der Lebensfunktionen. Das Optimum der Temperatur liegt für *Stylonychia* zwischen 25—27° C, das Maximum bei ca. 32—35° C.

[2]) Viele Angaben über die Beschleunigung der tierischen Entwicklung (spez. Eifurchung) und der chemischen Reaktionen bei erhöhter Temperatur gibt auch K. Peter in seiner interessanten Arbeit: »Der Grad der Beschleunigung tierischer Entwicklung durch erhöhte Temperatur«.

plasma größeren Kern als bei höherer Temperatur; daß ferner mit der Vergrößerung des Kernes eine Verlangsamung der Lebensfunktionen Hand in Hand geht, so geben wir nur eine Umschreibung der uns zugänglichen, im letzten Moment von chemisch-physikalischen Prozessen bedingten morphologischen Umänderungen in der Zelle. Genau so werden auch die Depressionszustände, bei welchen die Zelle einen enorm großen Kern aufweist, eine chemisch-osmotische Grundlage haben: Durch die andauernde Zellfunktion kommt es zu einer allmählichen Anhäufung der Chromatinsubstanz. Da dieselbe stark osmotisch wirksam ist, bedingt sie in einem gegebenen Augenblicke die Vergrößerung des Kernes. Auch hier konstatieren wir, daß Hand in Hand mit der Kernvergrößerung eine Verlangsamung der Lebensprozesse geht, welche zum vollkommenen Stillstand derselben führen kann. Aus diesen Beobachtungen können wir die richtige Schlußfolgerung ziehen, daß die durch andauernde Funktion oder durch Kältewirkung herbeigeführte Hemmung der Lebensfunktionen sich immer in einer abnormen Vergrößerung des Kernes zu äußern pflegt.

Wir beobachten nun folgendes: Bei einer gewissen Temperatur, die sich für die Lebensvorgänge als das Optimum erwiesen hat, spielen sich die Zellfunktionen nur bei einer ganz bestimmten Kernplasmarelation am günstigsten ab, einer Kernplasmarelation, die dem normalen Zustande der Zelle entspricht. Aus diesem Zusammentreffen ist unschwer zu folgern, daß es ein gewisses Optimum für den Lebensprozeß der Zelle gibt, das durch das günstigste Zusammenwirken der chemisch-physikalischen Faktoren in der Zelle bedingt ist und in einer gewissen, ganz bestimmten Kernplasmarelation seinen Ausdruck findet. Tritt durch eine Veränderung im chemisch-physikalischen Prozesse eine Abweichung von diesem gegebenen Optimum der Zelle ein, so spielen sich auch die Lebensvorgänge in ganz andrer Richtung ab. Dieser Zustand äußert sich seinerseits wiederum in einer veränderten Kernplasmarelation. Das ist z. B. der Fall bei der Teilung der Zelle. Von den während des Teilungswachstums sich abspielenden Vorgängen kann man sich die Vorstellung machen, daß das Teilungswachstum des Kernes die unausbleibliche Wirkung einer während der funktionellen Wachstumsperiode in dem Kern allmählich sich anhäufenden, osmotisch stark wirkenden Substanz — des Chromatins — ist, welche in einem gegebenen Moment das energische Hineinströmen von Plasmabestandteilen in den Kern bedingt.

So sehen wir, daß das genaue Studium derjenigen Umänderungen in der Zelle, welche in dem Begriff Kernplasmarelation enthalten sind, ein tieferes Eindringen in die Lebenserscheinungen ermöglicht. Durch Ermittelung der Wirkungsweise verschiedener Faktoren — Temperatur, andauernde Tätigkeit, Hunger usw. —; durch das genaue Studium der gesetzmäßigen Umänderungen von Plasma und Kern bei den verschiedensten Zellarten und in den verschiedensten Perioden des Zellebens; durch das genaue Verknüpfen dieser Wachstumserscheinungen mit den daraus folgenden Umänderungen in den Funktionen der lebenden Substanz werden wir immerhin imstande sein, vielen bis jetzt einer experimentellen Ermittelung unzugänglich erscheinenden Fragen näher zu treten. Auf diese Weise dringen wir außerdem tiefer in einen Komplex gesetzmäßig verlaufender Lebenserscheinungen ein, deren physikalisch-chemische Ursachen wir vorderhand nur andeuten können, ohne noch den genauen Zusammenhang von Ursache und Wirkung klarlegen zu können. Die weiteren Schlußfolgerungen dieser Betrachtungsweise werden sich von selbst ergeben. Würden wir in der chemisch-physikalischen Analyse der Zellerscheinungen auch so weit gegangen sein, daß wir uns alles nach dieser Richtung befriedigend erklären könnten, so würde sich der Grundgedanke der Kernplasmarelationslehre, d. i. daß bei normalem Zustande der Zelle ein bestimmtes Verhältnis zwischen Kern und Plasma besteht, trotzdem erhalten können. Die Kernplasmarelation wird ein morphologischer, faßbarer Ausdruck des jeweiligen Chemismus der Zelle bleiben. Freilich muß man bei allen diesen Ermittelungen niemals aus dem Auge verlieren, daß die experimentell faßbare Kernplasmarelation nach dem Zuvorgesagten eine Mittelstufe ist, welche zu einer tieferen Erkenntnis der Zelle führt.

VI.

Am Schlusse dieses ersten Abschnittes meiner Ausführungen will ich die Aufmerksamkeit auf eine, wie es mir scheint, wichtige Konsequenzen versprechende Tatsache lenken.

Im Laufe der vorhergehenden Betrachtungen habe ich öfters erwähnt, daß die Tiere einer und derselben Kultur nicht gleich groß sind, sondern daß diese Größe in bestimmten Grenzen schwankt. Auf die Kernplasmaverhältnisse untersucht, zeigen so ziemlich alle Tiere in einem bestimmten Moment die für die gegebene Temperatur konstante Kernplasmarelation. Wie sind diese verschieden großen

Tiere entstanden? — Die Hauptursache dazu ist in der nicht immer absolut gleichmäßig erfolgenden Kernteilung zu suchen[1]). Das eine der Tochtertiere bekommt manchmal einen etwas größeren Kern als das andre (siehe Tabelle S. 254—256). Nach den früheren Ausführungen ist es klar, daß das Tier mit dem größeren Kerne stärker anwachsen muß, um die für die Teilung nötige Kernplasmaspannung zu erreichen, d. h. das Tier wird vor der Teilung größer als dasjenige Tochtertier sein, welches einen kleineren Kern bekommen hat.

Diese Schwankungen in der Größe, welche sich zwischen den Tieren einer und derselben Kultur bemerkbar machen, treten auch zwischen den einzelnen bei einer und derselben Temperatur und bei sonst gleichen Lebensbedingungen geführten Kulturen auf, und das auch dann, wenn diese Kulturen von einer und derselben Ausgangskultur abgezweigt worden sind. Diesen Fall habe ich außerordentlich prägnant bei meinen zahlreichen *Stylonychien*-Kulturen, welche, von einer und derselben Ausgangskultur angelegt, bei 25° C gezüchtet wurden, beobachten können. Wie aus der Tabelle S. 316—318 zu ersehen ist, zeigte die *Stylonychien*-Kultur C — eine Teilungsgröße von 8,90 Länge, 6,86 Breite, die Kultur A dagegen durchschnittlich eine Größe von 11,4 Länge, 8,17 Breite — eine nicht unbedeutende Differenz, welche im Laufe der Kultur erhalten blieb. Die Erklärung dieses Unterschiedes in der Größe der einzelnen Kulturen ist darin zu suchen, daß dieselben von verschieden großen Tieren angelegt worden sind. Die Nachkommen dieser Tiere sind deswegen auch entsprechend größer. In diesem Falle merkt man auch, daß in jeder einzelnen Kultur die Tiere weitere kleine Schwankungen in der Größe aufweisen, über deren Ursache ich schon oben gesprochen habe. Es ist dabei zu bemerken, daß die Größe der einzelnen Tiere jeder Kultur um ein Mittel der der betreffenden Kultur charakteristischen Teilungsgröße schwankt.

Stellen wir uns jetzt vor, daß die Teilhälften zweier solcher verschieden großen *Stylonychien*-Individuen statt auseinanderzugehen in festem Verband miteinander bleiben, so werden wir, die Zahl der Zellen gleich vorausgesetzt, zwei verschieden große Metazoenindividuen einer und derselben Art bekommen.[2]) Ein jedes dieser Indivi-

---

[1]) Die durch andre Momente bedingten Größenschwankungen siehe S. 275.

[2]) Zusatz bei der Korrektur. — Inzwischen ist mir ein Aufsatz von August Gruber (Festschrift für Leuckart, 1892; S. 74—76) bekannt geworden. Der Verfasser hat Zwergindividuen von *Stentor polymorphus* und *Stentor coeruleus* beobachten können, aus deren weiteren Teilungen eine Zwergrasse von Stentoren

dnen wird die gewöhnlichen Schwankungen um eine Mittelgröße aufweisen, durchschnittlich werden aber die Zellen des einen Tieres größer als die Zellen des andern bleiben. Auf diese Weise werden die gewöhnlich zu beobachtenden Schwankungen in den Größen zwischen Individuen einer und derselben Art, vorausgesetzt, daß keine Hemmungserscheinungen dabei mitgespielt haben, eine mathematische Funktion von der Größe der Zellen des betreffenden Individuums sein. Diese Auseinandersetzungen lassen den allgemein aufgestellten Satz (Boveri 1904, Rabl 1897, Amelung 1893, Sachs usw.), daß die gleichartigen Zellen einer und derselben Art etwas Konstantes für die Species darstellen und daß die Größendifferenzen, welche sich zwischen den Individuen einer und derselben Art bemerkbar machen, nicht durch die verschiedenen Größen der Zellen bedingt sind, sondern ausschließlich durch die Zahl derselben, von vornherein unwahrscheinlich erscheinen[1]). Es ist vielmehr anzunehmen, daß die Größe eines Individuums Komponent von zwei Faktoren ist: 1. der Größe und 2. der Zahl der Zellen. Präzisieren wir weiter diese Schlußfolgerungen.

Um unsrem Ausgangspunkt — der Infusorienkultur — näher zu bleiben, gehen wir bei der Betrachtung der Metazoen von den Geschlechtszellen aus. In einer meiner früheren Arbeiten habe ich

---

entstanden ist. Wie ersichtlich findet diese Beobachtung ein Gegenstück in den von mir in dieser Richtung an Stylonychien-Kulturen ausgeführten Messungen. Von dieser Beobachtung ausgehend wirft Gruber die Frage auf (ohne dieselbe näher zu erörtern), ob man nicht die Zwergmenschen als durch eine auffallende Kleinheit ihrer Zellelemente entstanden, auffassen darf?

[1]) Durch diese Behauptung komme ich mit verschiedenen Autoren in Widerspruch. So beobachtet Boveri, daß die Größe der Zellen bei Individuen ein und derselben Art konstant ist [Boveri (1904) hat Zellen von einem Riesen und einem mittelgroßen Menschen gemessen und hat sie gleich groß gefunden (Zahlenangaben fehlen)]. Auch Rabl (97) hat bei der Entwicklung der Wirbeltierlinse eine Konstanz der Zellgröße angegeben. Ferner hat Amelung (93) bei Pflanzenepidermis die konstante Zellgröße ebenfalls hervorgehoben. Doch fallen bei den Zahlen, die er angibt gleich die starken Schwankungen auf, denen die Epidermiszellen einer und derselben Pflanzenart unterworfen sind. Auch aus den Abbildungen Rabls sind Differenzen in den Zellgrößen ersichtlich.

Hier möchte ich auch das bekannte Beispiel von *Ascaris* anführen. Die Zahl der Zellen ist ja hier bei allen Exemplaren konstant, und die verschiedene Größe der ausgewachsenen Individuen wird hauptsächlich durch die verschiedene Größe der Zellen herbeigeführt.

Man hat diesen kleinen vorhandenen Schwankungen in der Zellgröße keine tiefere Bedeutung beigemessen, da man bisher eine genaue Analyse der Momente, die die Zellgröße beeinflussen, noch unterlassen hat.

näher auszuführen versucht, daß der Lebenslauf einer Protozoenzellgenerationsfolge mit demjenigen einer Geschlechtszellgenerationsfolge eines Metazoenindividuums übereinstimmt (Näheres darüber siehe auch in dem zweiten Abschnitt dieser Arbeit). Wie in einer Protozoenkultur in der Größe der einzelnen Individuen, so kommen auch zwischen den Geschlechtszellen eines Metazoons kleine Schwankungen vor. Dieser Größenunterschied ist auch hier durch zufällige ungleichmäßige Teilungen bedingt. Diese Unterschiede treten schon während der letzten Entwicklungsstadien der Geschlechtszellen — während der sogenannten Wachstumsperiode (siehe die diesbezügliche Tabelle in dem zweiten Abschnitt dieser Arbeit S. 360) — auf. Besonders auffallend wird dieser Unterschied in den reifen Geschlechtszellen, vor allem in den Eiern. Die beim ersten Anblick ganz genau gleich groß aussehenden reifen Eier eines und desselben Individuums, zeigen bei genauen Messungen kleine Schwankungen um eine Mittelgröße.[1]) Von Zeit zu Zeit kommen ganz beträchtliche Größenunterschiede vor. Nach den Erfahrungen an Protozoen ist anzunehmen, daß auch die verschieden großen Eier eines und desselben Individuums die gleiche Kernplasmarelation aufweisen würden. Genaue Messungen in dieser Richtung sind noch nicht gemacht worden, der Ausgang derselben in obigem Sinne ist aber fast sicher theoretisch zu erwarten.

Es könnte hier der Einwand gemacht werden, daß die Größe der Eier nur deshalb schwankt, weil ein verschieden großes Quantum von Nahrungsmaterial in den Eiern aufgespeichert ist. Dieser Einwand ist nicht stichhaltig. Die Nahrungsmenge jeder Zellenart ist nicht eine beliebige Größe, sondern sie wird durch die Plasmamasse der betreffenden Zelle bestimmt. Könnte die Dottersubstanz ganz und gar nach Belieben entstehen, dann wäre durchaus nicht einzusehen, warum die Eier nicht ganz beliebige und bunt durcheinandergemischte Größen zeigen. Es ist vielmehr anzunehmen, daß die durch ungleichmäßige Teilung zufällig größer gewordenen Zellen in reifem Zustande mehr Dotter als die andern Zellen besitzen werden. Die größeren Eier eines und desselben Individuums sind deshalb als größere Zellen zu betrachten.

Bei der Entwicklung von zwei verschieden großen Eiern sind deswegen, nach dem früher bei *Stylonychia* Gesagten, auch zwei verschieden große Individuen zu erwarten. Die Größe derselben, die

---

[1]) Siehe R. Hertwig: Über das Problem der sexuellen Differenzierung S. 211.

Hemmungserscheinungen ausgeschlossen, wird in erster Linie durch die verschiedene Größe der Zellen bedingt werden. Dies ist in der Tat der Fall. Ich verdanke in dieser Beziehung der Freundlichkeit Herrn Chambers' sehr bemerkenswerte Mitteilungen. Herr Chambers hat Froscheier eines und desselben Geleges von ganz auffallender Größendifferenz gezüchtet und dabei Kaulquappen bekommen, die ganz verschieden groß sind. Bemerkenswert ist dabei, daß die großen Kaulquappen aus den großen Eiern stammen. Auf die Zellgröße untersucht, zeigten die Kaulquappen entsprechende Differenzen.[1])

Stellen wir uns jetzt vor, daß die aus großen Eiern entstandenen Tiere einer beliebigen Tiergruppe geschlechtsreif werden, so wird sich die Größe der Zellen natürlich auch auf die Geschlechtszellen erstrecken. Die Eier (die Größenunterschiede bei den Spermatozoen liegen unter der Grenze des exakten Messens) der erwachsenen Tiere werden verschieden groß sein; und zwar werden die großen Weibchen auch größere Eier besitzen.[2]) Auch in diesem Falle werden die gewöhnlichen Schwankungen in der Eigröße auftreten. Die Eier des großen Weibchens werden um eine höhere Mittelgröße als die des kleinen Weibchens schwanken. Die Nachkommenschaft dieser zwei Weibchen muß daher den obigen Ausführungen gemäß um zwei verschiedene Mittelgrößen schwanken. Von dem kleinen Weibchen werden kleinere Tiere abstammen als von dem größeren. Das aus dem größten Ei eines großen Weibchens entstandene Tier wird sehr groß sein und seinerseits entsprechend große Eier besitzen usw. Wenn wir also nach dieser Weise immer die größten Eier weiter züchten, so müßten wir schließlich bis zu echten Riesen kommen. Dies ist aber eine falsche Auslegung, bedingt durch die Einseitigkeit unsrer bisherigen Betrachtungen.

Damit eine Geschlechtszelle sich weiter entwickeln kann, muß sie befruchtet werden. Dieselben Größenunterschiede werden aber auch die männlichen Geschlechtszellen zeigen. Hier sind nun verschiedene Kombinationen möglich. Die Zahl der äußerst großen Eier in ein und demselben Individuum ist nicht bedeutend. Dasselbe wird der Fall bei den männlichen Geschlechtszellen sein, d. h. die extrem großen Spermien werden hier auch zu den Ausnahmen

---

[1]) Betreffs weiterer Einzelheiten verweise ich auf die demnächst zu veröffentlichende Arbeit Chambers' selbst.

[2]) Über die in dieser Richtung möglichen Abweichungen und deren Ursachen siehe S. 350.

zählen. Die Wahrscheinlichkeit, daß ein großes Ei von einem größeren Spermatozoid befruchtet wird, ist darum sehr gering. Tritt dies zufällig ein, so wird aus dem Ei ein entsprechend großes Individuum entstehen. Für gewöhnlich wird aber das große Ei von einem mittelgroßen Spermium befruchtet werden. Die Größe des neuen Individuums wird dann eine Resultante dieser zwei verschiedenen Größen darstellen, d. h. das neu entstandene Individuum wird größer als diejenigen, welche aus mittelgroßen Eiern entstanden sind, seine Größe wird aber nicht gerade proportionell mit der ursprünglichen Größe des Eies sein. Dieselben Möglichkeiten werden sich auch bei der Befruchtung der äußerst kleinen Eier abspielen. Durch die Befruchtung werden deswegen in sehr seltenen Fällen die extremen Abweichungen verstärkt werden, gewöhnlich werden sie nach der Richtung beeinflußt, daß sie sich der mittleren Größe nähern[1]).

Die Richtigkeit der hier aufgestellten These, d. i., daß aus den großen Eiern immer große Tiere entstehen, kann bei allen Tieren bestätigt werden. Die Nachkommenschaft von großen Elternpaaren sind in der Regel immer große Individuen, da das große Weibchen und das große Männchen entsprechend große Geschlechtszellen haben. Von Zeit zu Zeit kommt es aber auch vor, daß eines von den Kindern kleiner ist als die übrigen Geschwister. In diesem Falle ist anzunehmen, daß zufällig, wenn keine Hemmungserscheinungen mitgespielt haben, ein kleineres Ei zur Befruchtung gekommen ist. Ist eines von den Eltern größer als das andere, so wird die Nachkommenschaft die Mittelgröße zwischen den beiden Eltern behaupten. Ausnahmsweise kann eines von den Kindern genau die Größe von einem der Eltern haben. Das wird dann eintreten, wenn zufällig eines von den in extremen Größen variierenden Eiern zur Befruchtung kommt.

Beispiele für diese hier erwähnten Möglichkeiten haben wir zur Genüge in dem Alltagsleben der Menschen. Dies ist auch bei der Viehzucht nicht minder deutlich ausgesprochen. Um eine starke Riesenrasse zu bekommen, paaren die Viehzüchter nur entsprechend große Tiere.

Die augenfällige Tatsache, daß die Größe der Individuen in erster Linie von der Größe des Ausgangsmaterials (der Geschlechts-

[1]) Die scheinbare Ausnahmestelle der parthenogenetischen Eier wird dadurch aufgehoben, daß jede Parthenogenese nach einer gewissen Zeit durch geschlechtliche Fortpflanzung abgelöst wird und dadurch das einseitige Anwachsen der Individuen hier auch balanciert.

produkte) bedingt wird, wird manchmal durch zwei andere Momente stark verschleiert: 1. durch die bei der Entwicklung von Zeit zu Zeit eintretenden Hemmungserscheinungen, welche dazu führen können, daß das Anwachsen eines Individuums vollständig sistiert wird. Wenn dagegen die Existenzbedingungen, die die betreffende Hemmung verursachten, nicht in dem Grade ungünstig sind, daß sie unbedingt eine Schädigung herbeiführen, dann kann die Wachstumsverhinderung aufgehoben werden, sobald das Tier in günstige Lebensbedingungen versetzt wird. 2. Umgekehrt kann ein von einem kleinem Ei stammendes Tier bei reichlicher Ernährung sehr stark anwachsen, aber es kann nicht zum Riesen gemacht werden, denn durch die reichliche Ernährung wird nur die Zahl der Zellen beeinflußt werden können, die andre wichtige Komponente für das Großwerden — die Größe der Zellen — wird unbeeinflußt bleiben.

Kurz zusammengefaßt, ergibt sich aus den vorhergehenden Auseinandersetzungen folgendes: Die Größe der Individuen einer und derselben Art wird durch dreierlei Momente bedingt:

1. Das erste und wichtigste Moment ist die Größe der Ausgangszelle;

2. Das zweite Moment ist die durch günstige Ernährung gesteigerte Zahl der Zellen. So ist es zu erklären, daß manchmal z. B. ein großes Weibchen verhältnismäßig kleine Eier besitzt;

3. wird die Größe beeinflußt durch die ins Spiel kommenden Hemmungserscheinungen. Die letzteren bedingen, daß die aus großen Eiern entstandenen Individuen nicht entsprechend groß werden. Die Zellgröße dieser Individuen wird aber entsprechend der Größe der Ausgangszelle schwanken. So kann es manchmal vorkommen, daß ein kleines Weibchen große Eier besitzt.

Die Zurückführung der Größe der Individuen auf die Größe der Eier läßt eine wichtige Folgerung für das Vererbungsproblem zu. Die Größe der Individuen einer Familie z. B. wird nicht auf dem bis jetzt allgemein angenommenen Wege vererbt.

Von den Auffassungen Weismanns ausgehend, ist man geneigt anzunehmen, daß jeder Charakter, darunter auch die Größe des Individuums, durch spezifische Repräsentanten im Keimplasma vererbt wird. Würde das letztere den wirklichen Verhältnissen entsprechen, so ist durchaus nicht zu begreifen, warum die Repräsentanten für ein Riesenindividuum nie in ein kleines Ei versetzt werden. Denn dieser Auffassung zufolge würden wir genau so gut erwarten können,

daß aus einem kleinen oder mittelgroßen Ei ein Riese entsteht. Das kommt aber niemals in der Natur vor.

Natürlicher in diesem Falle wird die Auffassung sein, daß bei der Größe der Individuen allein die Größe der Zellen unmittelbar vererbt wird. Dies genügt, um die so auffallende Übereinstimmung in der Größe der Kinder eines Ehepaares mit früheren Vorfahren befriedigend und ohne Zuhilfenahme andrer Hypothesen zu erklären.

Die Kinder von großen Eltern haben entsprechend große Zellen, darunter auch Geschlechtszellen. Dieselben werden um eine höhere Mittelgröße schwanken als die Zellen von Kindern eines kleinen Ehepaares. Werden nun später einmal diese verschieden große Geschlechtszellen besitzenden Abkömmlinge zur Zeugung vereinigt, so werden sich durch die entstandenen Kombinationen der Geschlechtszellen alle Mittelstufen und die zwei extremen Größen in der Nachkommenschaft ergeben, d. h. es werden im allgemeinen mittelgroße Kinder geboren werden, ab und zu ein sehr großes (z. B. dem Großvater der einen Stammlinie ähnlich), oder ein sehr kleines Kind (z. B. der Großmutter der andern Linie ähnlich) entstehen. Im ersten Falle wird ein großes Ei mit einem großen Spermatozoon, im zweiten ein kleines Ei mit einem gewöhnlichen Spermatozoid befruchtet.

In der Größe der Individuen haben wir deshalb einen Charakter vor uns, dessen Vererbbarkeit, wie es mir scheint, unsrer unmittelbaren genauen experimentellen Ermittelung zugängig ist. Durch auf breiter Grundlage angestellte Versuche in dieser Richtung wird es möglich sein, die Ursache aller Variationen in der Größe der einzelnen Individuen einer und derselben Art und den Einfluß, welchen die verschiedenen äußeren Agentien: Temperatur, Unterernährung, langdauernde Züchtung usw., auf sie ausüben können, genau zu bestimmen und dadurch präzise Angaben für das Vererbungsproblem zu gewinnen.

Zweiter Teil.

Über die Natur der Geschlechtszellen.

Die immer mehr und mehr sich vertiefenden und so sehr ins einzelne gehenden Untersuchungen auf dem Gebiete der tierischen und pflanzlichen Cytologie, besonders aber auf dem ersteren, haben zur Folge gehabt, daß vielfach bei der Forschung das große Ganze in Bau und Leistungsfähigkeit der Zelle den Blicken verloren ging und das Einheitliche in dem cellulären Problem dadurch zu stark vernachlässigt wurde. Jeder Forscher war bemüht, in dem speziellen Fall der von ihm untersuchten Zellen immer etwas sui generis, nur einer beschränkten Gruppe zukommendes zu entdecken und zu beschreiben. Diese an sich richtige Bestrebung, welche vieles zur Aufklärung der allmählichen Spezialisierung der Zellfunktionen und zum Verständnis der stufenweise erfolgenden Einschränkung in der Leistungsfähigkeit der Zelle beigetragen hat, hat aber auch dazu geführt, daß sehr oft bei den betreffenden Zellen nur ein Merkmal von dem großen Ganzen, allen Zellen allgemein Zukommenden losgetrennt und scharf hervorgehoben wurde. Man suchte die Besonderheiten bei den verschiedenen Zellenarten nicht durch die Betrachtung des ganzen Zellorganismus verständlich zu machen, sondern man suchte ohne Rücksicht auf das Zellganze für sie eine Erklärung. Die Folge dieses Verfahrens war, daß man ganz ausgesprochen ähnliche Zellbestandteile, welche bei verschiedenen Zellenarten in bestimmten Zellebensperioden aufzutreten pflegen, als gesonderte und nicht zusammengehörende Gebilde auffaßte. Ich brauche nur auf die verschiedensten Deutungen, welche die Chromidialgebilde bei den Gewebs-, Nerven- und Geschlechtszellen erfahren haben, hinzudeuten. Solche Bestrebungen dagegen, welche eine einheitliche Auffassung der Zelle anbahnen und dadurch vielen für jede Gewebszellenart allein gültigen Hypothesen den Boden entziehen, werden manchmal allzu vorsichtig aufgenommen.

Bei keiner Zellenart aber hat diese separatistische Betrachtungsweise der Zelle einen so extremen Punkt erreicht und einen so großen Nachteil gehabt wie bei den Geschlechtszellen. Der Umstand, daß dieselben berufen sind, Ausgangspunkt einer neuen Zellgeneration zu sein, hat so sehr unsre Vorstellungen über die Geschlechtszellen beeinflußt, daß es kaum übertrieben sein wird, wenn ich sage, daß

die Forscher gewöhnlich bei der Betrachtung der Geschlechtszellen auf ganz eigenartige, dem besonderen Schicksal der Geschlechtszellen entsprechende Vorgänge gefaßt gewesen sind und infolgedessen vielfach die auch für die Geschlechtsprodukte zutreffenden allgemein gültigen Zellcharaktere nicht genügend berücksichtigt haben. Aus diesem Zusammenhang herausgerissen, gewinnen viele Vorgänge, welche sich in den Geschlechtszellen abspielen, einen absonderlichen Charakter. Ihre Erklärung gewinnt dadurch an Schwierigkeit und gibt Anlaß zu vielen Hypothesen. Bei der Untersuchung der Geschlechtszellen herrscht noch ein weiterer Übelstand. Anstatt die sich besonders bei den letzten Vermehrungs- und Wachstumsperioden abspielenden Vorgänge als Ausdruck einer ganzen Reihe vorhergehender Lebens- und Vermehrungsprozesse von aufeinanderfolgenden Zellgenerationen zu betrachten und von hier aus ihr Verständnis zu suchen, reißt man diese an und für sich auffallenden Wachstumserscheinungen, welche sich am Ende der Zellgenerationsreihe der Geschlechtszellen abspielen, ganz aus ihrem natürlichen Zusammenhange heraus und sucht durch Beschreibung jeder Einzelheit dieser letzten Momente des Zellebens eine Aufklärung über die Natur der Geschlechtszellen zu gewinnen. Es ist auffallend, daß die Mehrzahl von den bis jetzt existierenden Arbeiten über die Entwicklung der Geschlechtszellen nur diese letzten Momente berücksichtigen.

Eine solche Betrachtungsweise ist wenig geeignet, zu einem richtigen Verständnis zu führen. Es scheint mir viel richtiger zu sein, wenn man sich eine klare Vorstellung über die Natur einer Zellenart machen will, daß man zuerst die Stellung derselben zu dem ganzen Organismus aufzuklären sucht und dann alle die Leistungen berücksichtigt, welche eine freie Zelle zu verrichten imstande ist; dazu muß man genau die Generationsfolge der betreffenden Zellen kennen. Von den oben angeführten Gesichtspunkten ausgehend, wird man sich viele Vorgänge in der gegebenen Zellenart erklären können, und außerdem wird man bemerken, daß vieles, was man als etwas Besonderes, nur diesen Zellen Zukommendes anzusehen geneigt ist, sich, wenn auch manchmal in etwas verschleierter Form, bei andern Zellen in bestimmten Lebensperioden vorfindet.

Auf diese Weise betrachtet, verliert, wie es mir scheint, auch die Geschlechtszelle vieles von dem Sonderbaren, was ihr beim ersten Blick anhaftet, und die sich am Schlusse der Generationsfolge der Geschlechtszellen (d. h. während der Wachstumsperiode der Geschlechtszellen) abspielenden Vorgänge, welche zum Ausgangspunkte

so vieler Theorien geworden sind[1]), lassen sich nicht unschwer als Folge der vorangegangenen Lebensgeschichte der Geschlechtszellen auffassen. Das Ganze bildet eine ununterbrochene Kette von Erscheinungen, und jedes Glied derselben läßt sich nur im Zusammenhang mit dem Vorausgegangenen erklären.

Im folgenden werde ich versuchen, die Entwicklung der Geschlechtszellen von den angedeuteten Gesichtspunkten aus zu beleuchten.

Zunächst muß ich hier auf früher Gesagtes zurückgreifen, um die Ausgangspunkte unsrer weiteren Betrachtungen schärfer zu präzisieren. Und zwar berufe ich mich zuerst auf die Protozoenzelle.

Im ersten Abschnitt dieser Arbeit habe ich die sich während des Zellebens abspielenden Umänderungen in den Kernplasmaverhältnissen eingehend behandelt. Dabei habe ich nachzuweisen versucht, daß es für jede Zelle ein bestimmtes Optimum der Kernplasmarelation gibt, bei welcher die Lebensfunktionen sich am normalsten abspielen. Wird diese Kernplasmarelation irgendwie zugunsten des Kernes oder des Plasmas allein verändert, so gerät die Zelle in einen für die Ausübung der Lebensvorgänge ungünstigen Zustand. Je nach dem Grade dieser Störung sind auch verschiedene Prozesse nötig, um die Zelle wieder in ihren normalen Zustand zu bringen. Das nähere Verfolgen dieses Gedankens läßt die folgenden Abstufungen erkennen:

1. Einen schwach abweichenden Zustand haben wir in dem Kernplasmaspannungsmoment der Zelle, welcher regelmäßig als unausbleibliche Folge des Zellwachstums zwischen zwei aufeinanderfolgenden Teilungen auftritt, kennen gelernt. Dieser abweichende Zustand in der Kernplasmarelation der Zelle wird durch die Teilung beseitigt. Die letztere ist demnach als ein Regulationsprozeß zu betrachten. Die nicht absolute Exaktheit des Teilungsprozesses bei der Zweiteilung des Kernes, noch mehr aber die allmählich sich anhäufende Vergrößerung des Kernes infolge andauernden Funktionierens, führt schließlich zu solchen Störungen in dem Verhältnis zwischen der Kern- und Plasmagröße, daß eine Teilung der Zelle unmöglich gemacht wird. Infolge des übermäßigen Anwachsens des Kernes werden die Funktionen der Zelle in Stillstand gebracht.

---

[1]) Man kann wohl sagen, daß es kaum ein Stadium in dieser Periode der Kern- und Plasmaumwandlungen in den Geschlechtszellen gibt, auf dem nicht nur für die Geschlechtszellen geltende Theorien aufgebaut worden sind.

2. Die Zelle tritt in Depression ein. Je intensiver die Zelle funktioniert, desto früher wird eine übermäßige Vergrößerung des Kernes erzielt, desto früher werden daher die Depressionszustände eintreten. Die genaue Erforschung der Wirkung aller derjenigen Faktoren, wie Übcrernährung, Hunger, rasche Temperaturveränderungen nach vorausgegangener starker Ernährung usw., welche alle eine schnellere Herbeiführung der Depression begünstigen, hat ergeben, daß dieselben das Wachstum des Kernes einseitig stark beeinflussen. Um wieder in den normalen Zustand kommen zu können, muß in der Zelle eine Verminderung der Kernsubstanz stattfinden. Dies erfolgt durch Chromatinausstoßung von seiten des Kernes oder durch direkte Resorption von Kernteilen von seiten des Protoplasmas. Alles das sind daher Regulationsprozesse, ähnlich denen, welche von Goldschmidt, Mathews, von mir und von andern Autoren auch bei der Metazoenzelle (Chromidienbildung bei stark funktionierenden Gewebszellen, bei den Geschlechtszellen usw.) beobachtet worden sind.

Im Verlauf einer Kultur Protozoen werden die Depressionen immer häufiger und tiefer. Das zeugt dafür, daß die Selbstregulierung der Zelle immer schwerer und ungenügender wird. Die Resorptionsfähigkeit des Protoplasmas wird bei allzu großem Anwachsen des Mißverhältnisses zwischen Kern und Plasma schließlich aufgehoben. Die enorme Vergrößerung des Kernes kann nur noch unvollkommen oder überhaupt nicht mehr durch den Einfluß des Protoplasmas rückgängig gemacht werden. Die Zelle, sich selbst überlassen, wird dem physiologischen Tode erliegen.

3. Zu solchen Zeiten tiefer Depressionen tritt nun bei Protozoen der Konjugationstrieb ein, welcher zu wahren Konjugationsepidemien führt. Durch den Konjugationsprozeß wird eine totale Umwälzung in dem Kernapparat herbeigeführt und dadurch die Zelle wieder in ihren normalen Zustand in bezug auf die Kernplasmaverhältnisse zurückversetzt. Der Konjugationsvorgang ist somit als ein regulatorischer Prozeß aufzufassen. Er hat als solcher eine Berechtigung nur bei Zellen, welche sich in äußerst abnormem Zustande befinden, d. h. bei Zellen in tiefer Depression.

So sehen wir, daß die Teilung der Zelle, die Chromidienbildung und in vielen Fällen die Zerstückelung des Kernes bei der Depression und schließlich die Konjugation Regulationsprozesse sind, welche alle zu einem führen: dem Balancieren der Kernplasmaverhältnisse der Zelle.

Nach diesen Vorbemerkungen gehen wir zu der Betrachtung über, wie sich die Zellen im allgemeinen in einem Metazoenindividuum verhalten und speziell was für eine Stellung die Geschlechtszellen einnehmen. In einer meiner Arbeiten »Drepression der Protozoenzelle und der Geschlechtszellen der Metazoen« habe ich die Frage nach der allmählichen Spezialisierung und der eng damit verknüpften Einschränkung der Lebensfunktionen der Zelle eingehend erörtert. Zufolge der verschiedenen Beziehungen der Zellen eines Metazoenindividuums zur Außenwelt und zueinander werden verschiedene Ansprüche an dieselben gestellt. Durch das Zusammenleben der Zellen ist der wichtigste Moment einer histologischen Differenzierung gegeben. Verschiedene Zellgruppen werden so sehr durch die Ausübung einzelner bestimmter Funktionen spezialisiert, daß dadurch viele andere Fähigkeiten allmählich eingebüßt werden.

Wie jede Zelle, geraten auch die Gewebszellen infolge des andauernden Ausübens ihrer Funktionen in Depressionszustände, die sie von Anfang an durch Selbstregulation (Chromidienbildung) bewältigen können. Schließlich aber werden die Defekte infolge der fortdauernden Funktion so stark, daß die Selbstregulation nicht mehr imstande ist, die Zelle von der tiefen Depression zu retten. Da die einseitige Spezialisierung der Gewebszellen sie des gründlichsten Mittels zu einer Renovation, des Konjugationsvorganges, beraubt hat, erliegen diese Zellen unfehlbar der Depression.

Dieser Lebenslauf der Gewebszellen mit ihren vielen Depressionsperioden muß immer berücksichtigt werden, wenn man ein vollständiges Bild von den cytologischen Einzelheiten im Aufbau eines Organs in verschiedenen Momenten seines Wachstums gewinnen will. Wie sehr solch eine Betrachtungsweise aufklärend wirken kann, zeigen die Beobachtungen Harry Marcus' (1907) über die Entwicklung der Thymus. Diesem Autor ist es gelungen, eine einheitliche und durchgreifende Erklärung der bei der Thymus vorkommenden und bis jetzt von den meisten Autoren als Lymphocyten, eosinophile Zellen usw. aufgefaßten Gebilde zu geben, indem er nachzuweisen sucht, daß alle diese so verschieden aussehenden Zellarten nur bestimmte Stadien in der Entwicklung einer und derselben Zellgenerationsreihe darstellen.

In jedem Metazoenindividuum bleiben aber noch von der ersten Teilung der Eizelle an, oder von den noch nicht differenzierten Embryonalzellen, Zellen bewahrt, welche in keinen Gewebeverband ein-

treten und an der Ausübung der verschiedenen Funktionen des Organismus keinen Anteil nehmen. Die besondere Stellung dieser Zellen bewirkt, daß sie der Zellspezialisierung entgehen und dadurch die Funktionen einer Protozoenzelle vollkommen beibehalten. Diese Zellen sind die Geschlechtszellen. Am Ende ihres Lebens treten dieselben aus dem lockeren Verbande, in dem sie sich früher befanden, heraus und leben als ganz freie Zellen weiter. Wie jede Zelle, so werden auch die Geschlechtszellen im Laufe ihrer fortgesetzten Vermehrung und ihres Wachstums in Zustände geraten, in welchen die normale Ausübung der Lebensvorgänge infolge übermäßigen Wachstums des Kernes gestört sein wird. Nach dem Vorausgegangenen wird die Lebenskurve einer Generationsfolge von germinativen Zellen, d. i. allen germinativen Zellen eines Metazoenindividuums, analog der Lebenskurve einer Protozoenzucht verlaufen.

Hier möchte ich zuerst nur in großen Zügen die Entwicklung einer Generation von Geschlechtszellen, d. h. der Geschlechtszellen eines Individuums, skizzieren, damit nicht später bei Beschreibung der einzelnen, während der Wachstumsperiode der Geschtechtszellen sich abspielenden Vorgänge die Übersicht verloren geht[1]).

Trotzdem in den bisherigen ovo- und spermatogenetischen Untersuchungen der Entwicklungsverlauf der germinativen Zellen noch wenig berücksichtigt worden ist, lassen sich doch jetzt schon die in der Entwicklung derselben auf Depressionszustände hindeutenden Hauptetappen feststellen. Am spärlichsten sind die diesbezüglichen Angaben während der Vermehrungsperiode der Geschlechtszellen. Die dort sehr oft beobachteten gelappten Kerne z. B., welche in verschiedenen Zeitabständen der Vermehrungsperiode öfters wiederkehren und welche bis jetzt die einander widersprechendsten Deutungen (wie Amitose, »Funktionszustand« usw.) erfahren haben, werden sich nach den Untersuchungen Elpatjewskys (1908) als Depressionskerne auffassen lassen. Die Ähnlichkeit dieser Kerne mit dem gelappten Kerne eines Infusors im Depressionszustande ist geradezu überraschend. In beiden Fällen trennen sich ganze Stücke vom Kerne ab, um nachher ins Plasma resorbiert zu werden. Dieser Vorgang ist auch bei den Geschlechtszellen, wie das bei den Protozoen der Fall ist, als ein Prozess aufzufassen, der zu einer Verminderung der Kernsubstanz und dadurch zum Normalwerden der Zelle beiträgt.

---

[1]) Bei dieser Schilderung benutze ich einige Stellen aus meiner Arbeit (1907) »Depression der Protozoenzelle usw.« fast wörtlich.

Besser stehen wir mit den Angaben in der Wachstumsperiode der Geschlechtszellen.

Meine Beobachtungen an *Paludina vivipara* (1907) und die Beobachtungen andrer Autoren an verschiedenen Objekten haben gezeigt, daß von dem nach der Ovogonienteilung folgenden Leptotaenstadium beginnend, Prozesse auftreten, welche zuerst zu einer Längsspaltung der Chromatinschleifen im Kerne führen (Ende von Synapsis und Anfang vom Pachytaenstadium). Diese Prozesse hören hier nicht auf, sondern spielen sich weiter ab und führen zu der Ausbildung von echten Tetradenchromosomen. Es ist anzunehmen, worauf zuerst Woltereck (1898) und unabhängig von ihm Hertwig im Jahre 1906—1907 hingewiesen haben, daß die Zelle sich durch diese Prozesse zur Teilung vorbereitete, und zwar, wie ich es später ausführte[1]), zweimal nacheinander. Das erstemal im Moment der Längsspaltung der Chromatinschleifen, ein Vorgang, der, wie bekannt, jeder Teilung der Zelle vorausgeht, und das zweitemal mit der Tetradenausbildung. In den beiden Fällen aber findet die Teilung nicht statt. Vielmehr nach dem zweiten Anlauf zur Teilung, d. i. nach dem Stadium mit ausgebildeten Tetradenchromosomen, folgen Kernstadien (Diplotaene, Dyctiaene), welche zur Auflösung der Tetraden und zur Rückkehr des Kernes in den Zustand vor dem Leptotaenstadium führen. Daß die zwei hier verzeichneten Momente wirklich Vorbereitungen zur Teilung gewesen sind, zeigen die während derselben ausnahmsweise auftretenden echten Mitosen, nämlich im ersten Falle Mitosen mit längsgespaltenen Chromosomen, im zweiten Falle solche mit Tetradenchromosomen. Es ergibt sich somit, daß die ausnahmsweise auftretenden Teilungen bei dem Ovocytenwachstum nicht Erscheinungen ohne irgendeine tiefere Bedeutung sind. Durch diese aufeinanderfolgenden und immer rückgängig gemachten Depressionen kommt schließlich die germinative Zelle in einen Zustand mit enorm vergrößertem Kerne. Das Wachstum der Zelle hört auf. Die Zelle gelangt in eine tiefe Depression. Die Zelle wird »reif«, wie man sagt.

Der Versuch, die Wachstumsperiode der Geschlechtszellen mit der vorhergehenden Vermehrungsperiode derselben in Zusammenhang zu bringen, wurde zum erstenmal von R. Hertwig (1906) gemacht.

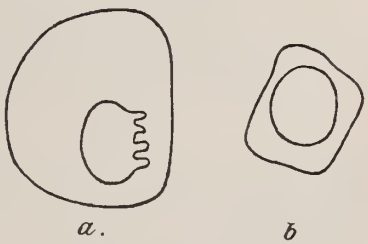
---

[1]) Näheres darüber in der Arbeit »Depression der Protozoenzelle usw.«

In einem seiner öffentlichen Vorträge »Über die Ursache des Todes«[1]) weist er auf die eigentümlichen Wachstumserscheinungen der Geschlechtszellen hin und versucht, sie als Endergebnis einer ganzen vorhergehenden Entwicklungsreihe aufzufassen. Bald darauf und von andern Gesichtspunkten ausgehend, schloß ich mich dieser Betrachtungsweise an und versuchte, sie weiter auszuführen und zu begründen. Nachstehend werde ich diese Betrachtungsweise noch weiter verfolgen, sie gleichzeitig mit den gewonnenen Ausblicken bei der Teilung der Zelle in näheren Zusammenhang bringen und versuchen, die daraus zu entnehmenden Schlußfolgerungen klar zu legen.

Die vielen Depressionen, welche die Geschlechtszellen während der Vermehrungsperiode durchmachen und welche jedesmal mit dem Auftreten der gelappten Kerne gekennzeichnet sind, führen zu einer allmählichen Steigerung der Kerngröße im Verhältnis zum Protoplasma, wie es die folgenden zwei Figuren zeigen (Fig. 23*a*—*b*). Die am Anfang der Geschlechtszellvermehrung noch ziemlich hohe Kernplasmarelation (siehe Fig. 23*a*) sinkt am Ende der Vermehrungsperiode stark zugunsten des Kernes (Fig. 23*b*). Diese Vergrößerung des Kernes wird dadurch bedingt, daß die durch Selbstregulation (Chromidienbildung und Kernresorption) herbeigeführte Erholung gegen das Ende der Vermehrungsperiode immer ungenügender wird, da die Resorptionsfähigkeit des Protoplasmas durch die vielen vorhergehenden Depressionen abgeschwächt wird. Schließlich kommt ein Moment, in welchem der Depressionszustand zwar einigermaßen überwunden wird, doch die Zelle mit einem verhältnismäßig großen Kern in die Wachstumsperiode eintritt. Jedes Wachstum der Zelle hat zur unumgänglichen Folge eine Teilung derselben. Da aber hier der zur Teilung anstoßgebende Moment nur unvollkommen erreicht werden kann, scheitert die Zellteilung im

Fig. 23.



Ascaris megalocephala: *a*) Urgeschlechtszelle (nach Boveri), *b*) Spermatogonie (nach O. Hertwig). (Die Kern- und Plasmastruktur ist nicht ausgeführt.)

[1]) R. Hertwig (1907) kommt auf dasselbe Thema auch in seiner kürzlich erschienenen Schrift: »Über den Chromidialapparat und den Dualismus der Kernsubstanz« nochmals zurück.

letzten Augenblick — im Moment des pachytaenen Stadiums. Wie bei jeder Zellteilung, so lassen sich auch in der soeben verzeichneten Periode — vom Ovogonienstadium bis zum Moment des rückgängig gemachten ersten Teilungsversuches — die zwei scharf voneinander zu trennenden Kernwachstumsphasen unterscheiden: das funktionelle Wachstum, während dessen der Kern nur mäßig an Größe zunimmt. Diese Kernwachstumsphase erstreckt sich bis zur Mitte des Leptotaenstadiums. Mit Eintritt des Synapsisstadiums ist eine intensivere Größenzunahme des Kernes zu bemerken: Der Kern tritt ins Teilungswachstum ein. Dies ist aus den folgenden Zahlen zu entnehmen, welche mit denjenigen, die ich bei *Frontonia* gefunden habe, übereinstimmen.

Messungen an den weiblichen Geschlechtszellen von *Paludina vivipara*.

Comp. Ocul. 12, Öl-Imm. 2 mm. Tubuslänge 170.

Stadien[1]	Durchmesser des Kernes	Durchmesser des Plasmas
Ovogonien	8, 9, 10[3]	
Protobroquestadium	10	Das Plasma bildet nur eine dünne Schicht um den Kern.
Leptotaenstadium (Anfang)	12	
» (Mitte)	14	
» (gut ausgebildet)	15	
» (Übergang zur Synapsis)	16, 18	
Synapsis (dichter Knäuel)	20	
» (Beginn von Auflockerung)	23	
Pachytaenstadium[2] (Bukettestadium)	18, 19	
» (Anfang von Centrierter Nucleolus)	20	
» [Chromatinschleifen vollständig um den Nucleolus centriert (zweites Synapsisstadium)]	22, 24	
Dictyaestadium (Chromatin ganz zusammengeballt)	35	
» (Dotterbildung)	40, 50	100, 120

[1] Ich gebrauche die Nomenklatur von v. Winiwarter.

[2] Diese Verminderung des Kernes ist durch den starken Austritt von Kernflüssigkeit bedingt (siehe im Text).

[3] In Teilstrichen des Ocularmikrometers ausgerechnet.

Messungen an den männlichen Geschlechtszellen von *Ascaris mystax*.

Stadien	Durchmesser des Kernes	Durchmesser des Plasmas
Spermatogonien und Leptotaenstadium . .	6, 7	8, 9
Synapsisstadium (erste Andeutung)	7, 8	12, 13
» (sehr dichter Knäuel)	9, 10	14, 13
» (Auflockerung)	11	15
Pachytaenstadium	11	20
Diplotaenstadium (Anfang von Verdichtung der Chromatinschleifen)	13, 14	25
Zweites Synapsisstadium	15, 16	25
Wachstumsperiode	20	40

(Wenn wir die durch die Messungen am letztgenannten Objekt (*Ascaris mystax*) gewonnenen Resultate kurz zusammenfassen, ergibt sich: In der Spermatogenese von *Ascaris mystax* sind zwei Synapsis zu unterscheiden:

1. Erste Synapsis nach dem Leptotaenstadium [Durchmesser des Kernes bei letzterem 6—7 Teilstriche]. Die Synapsis weist einen Kerndurchmesser von 8—11 Teilstrichen auf. Der dichteste Chromatinknäuel während derselben fällt mit einer Kerngröße von 10 Teilstrichen zusammen. Bei Kernen, welche 11 Teilstriche messen, beginnt das Chromatinklümpchen sich aufzulockern.

2. Nach dem Pachytaenstadium [Kerndurchmesser von 11—12 Teilstrichen] kommt es zur zweiten Synapsis (Stadium des centrierten Nucleolus — Marcus 1906[a]) mit Kerngröße von 14 bis 16 Teilstrichen im Durchmesser. Der dichteste Synapsisknäuel fällt mit einer Kerngröße von 15 Teilstrichen zusammen. Von diesem Augenblick an beginnt die Auflockerung des zweiten Synapsisstadiums.)

Diesen Befunden möchte ich die folgende Deutung geben:

Wenn wir das starke Wachstum des Kernes im letzten Augenblick berücksichtigen, so liegt der Gedanke nicht fern, daß dasselbe durch sehr starke Flüssigkeitsaufnahme bedingt wird. Dieser Umstand wird die folgenden osmotischen Erscheinungen hervorrufen. Die während des funktionellen Wachstums ruhig vor sich gehenden und unmerklich verlaufenden osmotischen Prozesse zwischen Kern und Protoplasma werden auf einmal einem energischen osmotischen Wechsel Platz machen. Infolgedessen werden nach dem Centrum

des Kernes gerichtete starke Diffusionsströmungen[1]) entstehen, welche an dem Treffpunkt Wirbelerscheinungen hervorrufen werden. Die bis daher gleichmäßig im Kerne ausgebreiteten Chromatinschleifen werden durch die Diffusionsströmungen mitgerissen und zu einem Klümpchen zusammengeballt. Die frei im übrigen Kernraum dagegen schwebend bleibenden Enden der Chromatinschleifen werden einen parallelen Verlauf einschlagen, da sie nach einem Centrum hinstreben. Der Kern wird so, infolge des schnellen Verlaufes der Teilungswachstumsprozesse, in das so viel erörterte Synapsisstadium eintreten.

Trifft die hier gegebene Erklärung des Zustandekommens des Synapsisstadiums zu, so muß dasselbe auch bei andern ähnlichen Zuständen im weiteren Verlauf der Geschlechtszellentwicklung auftreten. Und dies ist in der Tat der Fall. Wie ich schon früher erwähnt habe, kommt es nach der ersten unterdrückten Teilung (Pachytaenstadium) zu einer neuen Vorbereitung zur Teilung, welche ebenfalls unterdrückt wird. Die zweite Teilungsvorbereitungsphase verläuft vom Pachytaenstadium bis zum Ende des Diplotaenstadiums. Am Anfang des letzteren kommt es abermals zu einer Zusammenballung der Chromatinschleifen — das ist das Stadium, in welchem alle Chromatinschleifen gegen einen Nucleolus am Centrum des Kernes convergieren. Bei besonders günstigen Objekten ist diese Zusammenballung des Chromatins so stark, daß viele Autoren von einem zweiten Synapsisstadium gesprochen haben. Dasselbe fällt auch in diesem Falle, wie es nach der oben gegebenen Deutung zu erwarten ist, mit einer bedeutenden Größenzunahme des Kernes zusammen (siehe Tabelle S. 360—361).

---

[1]) Diese osmotischen Strömungen werden dadurch bedingt, daß die Kernsubstanz, wie die nach dieser Richtung angestellten Untersuchungen es gezeigt haben, dichter als das Plasma ist. Außerdem befindet sich im Kerne eine stark osmotisch wirkende Substanz — das Chromatin. Diese zwei verschieden dichten Flüssigkeiten — das Plasma und der Kerninhalt — sind durch eine permeable organische Membran — die Kernmembran — getrennt. Alles dies sind Bedingungen, welche die Osmose der Zelle in bestimmte Bahnen lenken. — Wie zu ersehen, ist für das Zustandekommen der Osmose in der Zelle eine Kernmembran nötig. Das Vorhandensein derselben ist aber öfters, besonders von Albrecht, bestritten worden, und in manchen Fällen vielleicht mit Recht. Daß, abgesehen von diesen Ausnahmefällen, eine Kernmembran fast durchgehend in den Zellen vorhanden ist und schon beim ersten Anblick sich nachweisen läßt (Geschlechtszellen), haben diese Autoren unberücksichtigt gelassen. Kürzlich konnte u. a. Marcus 1907 die nach der Auflösung des Kernes Eier von *Asterias rubens*) zusammengeschrumpfte Membran an der Hand von Präparaten unzweideutig nachweisen.

Wenn die hier gegebene Erklärung des Zustandekommens der Synapsis den tatsächlichen Verhältnissen entspricht, so muß dieser Zustand der Zusammenballung des Kernchromatins, wenn auch nicht in dieser extremen Ausbildung, auch bei andern Zellen in der Periode des Teilungswachstums des Kernes eintreten. Dies ist in der Tat der Fall. Es ist eine schon längst bekannte Tatsache, daß vor der Auflösung des Kernes, während der gewöhnlichen Zellteilung, die Chromosomen, statt im ganzen Kerne verstreut zu bleiben, sich mehr in der Mitte desselben konzentrieren. Die Ursache dieses dichteren Zusammentretens der Chromosomen ist meines Erachtens die gleiche, die ich für das Zusammenklumpen der Chromatinschleifen in dem Synapsisstadium angenommen habe. In der Synapsis ist diese Zusammenballung deshalb so auffällig, weil dort die Wachstumsprozesse heftiger vor sich gehen als bei einer normalen Zellteilung. Die Ursache davon ist in dem an und für sich schon sehr großen Kerne der Geschlechtszelle, während der Wachstumsperiode derselben, zu suchen. Dieser Umstand versetzt die Zelle in einen ungünstigen Zustand für das Abspielen der Lebensprozesse, und die an Protozoen gemachten Beobachtungen zeigen, daß der Kern vor dem Depressionszustande auffallend schnell heranwächst.

Wenn ferner die hier angestellten Betrachtungen richtig sind, so müssen ähnliche Zustände auch bei solchen somatischen Zellen zu finden sein, bei welchen es gleichfalls zu unterdrückten Teilungen kommt. Solche Zellen gibt es in der Tat. Bei der Entwicklung der Thymus kommt es nach den eingehenden Untersuchungen Harry Marcus' (1907[b]) schließlich zu Zuständen, bei welchen die Teilung der Zellen aufhört und gleich darauf Stadien folgen, welche mit denen der Wachstumsphase der Geschlechtszellen große Ähnlichkeit aufweisen. Auch hier kommt es, worauf Marcus ebenfalls hinweist, schließlich zu einer unterdrückten Teilung, nach welcher die Zellen allmählich der Degeneration verfallen. Marcus hat nun vor der unterdrückten Teilung ein echtes Synapsisstadium nachweisen können. Dieses Zusammenfallen des theoretischen Postulates mit den Tatsachen spricht in hohem Grade für die Richtigkeit der hier versuchten Deutung des Synapsisstadiums.

So sehen wir, daß das Synapsisstadium der Geschlechtszellen kein spezifisches Merkmal derselben ist, sondern Analogien bei gewöhnlichen Gewebszellen findet. Ist dies einmal der Fall, so läßt sich die Frage aufwerfen, ob überhaupt dem Synapsisstadium jene Bedeutung zukommen würde, die man ihm, von den Vererbungs-

theorien ausgehend, zugeschrieben hat. Wie bekannt, hat man (Montgomery, Sutton, Boveri, Häcker, Marcus usw.), die parallele Anordnung der Chromatinschleifen in Synapsis betrachtend, die Hypothese aufgestellt, daß während der dichten Zusammenklumpung der Chromatinfäden ein Aufsuchen von väterlichen und mütterlichen Chromosomen stattfinde (Konjugation der Chromosomen). Durch diese Betrachtungsweise hat man das Vorkommen der Synapsis bei den Geschlechtszellen verständlich zu machen gesucht. Als unentbehrliche Grundlage für solch eine Erklärung des Synapsisstadiums würde nun notwendig sein die unbedingte Gültigkeit erstens der Lehre Boveris über die Individualität der Chromosomen, eine Lehre, die mir persönlich nicht ganz einleuchtend erscheint, und zweitens die Exklusivität der Synapsis bei den Geschlechtszellen: eine Voraussetzung, welche sich nach dem oben Gesagten nicht aufrecht erhalten läßt[1]).

Nach diesen Ausführungen ziehen wir die weiteren Folgen des die Synapsis verursachenden Teilungswachstums des Kernes und der darauffolgenden Unterdrückung der Zellteilung. Übersichtlichkeitshalber werde ich auch hier von der ersten unterdrückten Teilung der Geschlechtszellen ausgehen.

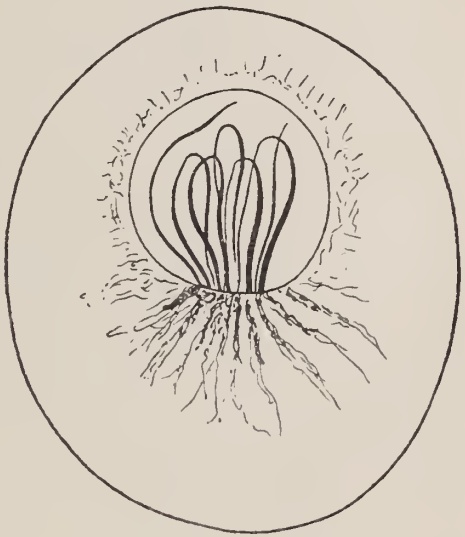
Durch die starke Flüssigkeitsaufnahme im Synapsisstadium kommt der Kern allmählich in einen prallgefüllten Zustand. Die Kernmembran wird dadurch außerordentlich stark gedehnt. In diesem Moment merkt man die beginnende Auflockerung der Synapsis. Dies spricht für ein Nachlassen der von außen nach dem Inneren des Kernes gerichteten osmotischen Strömungen und kann so gedeutet werden, daß es im Laufe der Osmose zu einer allmählichen Verminderung der osmotischen Differenzen der diosmierenden Flüssigkeiten kommt. Das von diesem Moment an, wenn auch beträchtlich langsamer, aber andauernd weiter vor sich gehende Kernwachstum wird schließlich Anlaß zu folgenden Erscheinungen geben. Die stark gedehnte Kernmembran wird nicht mehr dem inneren Druck Widerstand leisten können. An den nachgiebigsten Stellen derselben werden sich kleine Risse bilden, durch welche die unter hohem Druck stehende Kernflüssigkeit nach außen entweichen wird. Dieser nach außen gerichtete Strom wird auch die inzwischen im Kerne ziemlich locker verstreuten Enden der Chromatinschleifen mitreißen (über die Ursache der Auflockerung siehe oben), bis sie an die Durchlaßstellen

[1]) Genaueres darüber siehe in meiner Arbeit »Eibildung bei *Paludina* usw.«

der Kernmembran stoßen. Es wird infolgedessen zu einer polaren Anordnung der Chromatinschleifen und zur Bildung des Bukettstadiums kommen (Fig. 24).

Was werden nun die Folgen der Bildung dieser schmalen Risse in der Kernmembran und des Entweichens der Kernflüssigkeit nach außen im Plasma selbst sein? Es ist bekannt, daß die Konsistenz der Kernflüssigkeit und des Plasmas eine verschiedene ist. Wie ich schon früher erwähnt habe, ist die Dichtigkeit des Kernes größer als die des Plasmas. Zwei verschieden dichte Flüssigkeiten in Berührung gebracht, mischen sich nicht auf einmal, sondern allmählich (je nach der relativen Dichtigkeit der betreffenden Flüssigkeiten) unter Diffusionserscheinungen. Infolgedessen wird die unter starkem Druck ausströmende Kernflüssigkeit Anlaß zur Bildung von radiär sich von der Austrittsstelle ins Plasma verbreitenden Strömungen geben. In einer gewissen Entfernung vom Kerne werden sich diese Strömungsrichtungen allmählich mehr und mehr verwischen, da es mit der Zeit zu einer engeren Vermischung der beiden diffundierenden Flüssigkeiten kommen wird. In der Richtung dieser Strömungen werden sich alle im Plasma verstreuten konsistenten Partikelchen sowie die vom Kerne ausgetretenen Chromatinteilchen anordnen. Fixiert man die Zelle in diesem Moment und färbt man sie mit geeigneten Chromatinfarben, so wird das Bild einer nach einem Punkt des Kernes gerichteten Strahlungsfigur entstehen[1]) (Fig. 24). Auf diese Weise kann man die

Fig. 24.



[1]) Zellen, die einen Augenblick später fixiert sind, d. h. nachdem die Difusionsströmungen im Plasma nachgelassen haben, werden die aus dem Kerne ausgetretene Chromatinsubstanz nicht mehr radiär angeordnet, sondern in einen Hanfen zusammengeballt zeigen. Das Chromatin wird der Kernperipherie als

regelmäßig nach der Synapsis, d. h. im Stadium des heteropolen Kernes erscheinende starke Chromidienbildung, unter prägnanten Strahlungserscheinungen im Plasma, erklären. Wie bekannt, hat man diesen Strahlungen, die nach meiner Deutung eine natürliche Folge des Kernwachstums darstellen, eine sehr große und, wie mir scheint, nicht zutreffende Bedeutung zugeschrieben. Viele Autoren haben diese Strahlungen mit dem »Teilungsorgane« der Zelle — dem Centrosom — in Zusammenhang gebracht. Es wurde der Versuch gemacht nachzuweisen, daß das im Stadium des heteropolen Kernes entstehende Centrosom Ursache einmal der polaren Anordnung des Chromatins und zweitens der Strahlungserscheinungen im Plasma ist. Daß solch eine Auffassung zu einer unnatürlichen Verknüpfung der Erscheinungen führt, ist aus dem folgenden, aus der Arbeit Rawitz's — Untersuchungen über Zellteilung, 1906 — genommenen Zitat zu entnehmen: »Es ist diese letztere Tatsache (die Convergenz der Chromosomen. Anm. d. Verf.) um so interessanter und wichtiger, weil während der Kernruhe die Chromatinbrocken fast ausnahmslos von der Kernmembran entfernt sind. Wenn man objektiv die geschilderten Bilder betrachtet (Taf. XI, Fig. 6), die man in allen Schnitten aus dem Junihoden (von *Salamandra maculosa*. Verf.) (Mitte und Ende des Monats eingefangen) wiederfindet, so drängt sich einem die Ansicht auf, daß die zerfallene Sphäre (die Strahlungsfigur im Plasma. Verf.) mit ihrem Hofe die Chromosomen zu sich heranzieht (gesperrt von Rawitz), also ihren Namen ‚Attraktionssphäre' mit vollem Rechte trägt und daß vielleicht der Impuls zur Bildung der Chromosomen, d. h. zur strangförmigen Aneinanderreihung der Chromatinbrocken, von der Sphäre ausgeht.« »Die Convergenz der Chromosomen ist ein so frappantes Bild, das Hinstreben (sit venia verbo) derselben zur Sphäre so augenfällig, daß man, wenn man erst einmal auf dieses Verhältnis aufmerksam geworden ist, es schon bei mittelstarker Vergrößerung auffinden kann und daß ferner der Eindruck eines aktiven Ziehens

---

eine Kernhaube anliegen. Die vom Kerne ausgetretenen Chromatinsubstanzen, welche Goldschmidt (1904) als erster unter dem Begriff Chromidialapparat zusammenfaßte, sind schon viel früher [Platner (85)] gesehen, ihr Ursprung aber nicht verstanden worden. Deshalb wurden sie unter verschiedenen Namen: »Nebenkern«, »Pseudochromosomen«, »Idiozomrest«, »Mitochondrien«, »Chondriomiten«, »Chondriokonten« usw. beschrieben [siehe Goldschmidt (1904), Popoff (1907), Goldschmidt und Popoff (1907).]

seitens der Sphäre und eines passiven Gezogenwerdens der Chromosomen sich gar nicht abweisen läßt.«

Im Anschluß an diese Ausführungen möchte ich eine andre Frage erörtern, nämlich die Frage der strahlenden Kerne. Es kommt vor, und zwar besonders ausgeprägt wieder in den Vorbereitungsstadien zur geschlechtlichen Fortpflanzung, daß von der ganzen Oberfläche des Kernes Strahlen ausgehen, welche sich eine gewisse Strecke weit ins Plasma verfolgen lassen, um sich später allmählich zu verwischen.[1] Wenn man genau den Zustand des Kernes berücksichtigt, so fällt es ins Auge, daß die Strahlungen immer in Momenten einzutreten pflegen, wo der Kern ein starkes Wachstum zeigt. Als Beispiel möchte ich die so eingehenden Untersuchungen R. Hertwigs (98) an Actinosphaerium anführen. Bei den Kernen der Sekundärcysten verzeichnet Hertwig eine stark ausgesprochene Strahlung, welche, von dem Vorbereitungsstadium zum heteropolen Kerne beginnend, bis zu dem Stadium vor der Richtungskörperbildung anhält. In dieser Periode zeigt der Kern ein starkes Wachstum (hier spielen sich dieselben Vorgänge wie in der Wachstumsperiode der Geschlechtszellen ab), welches durch einen erhöhten osmotischen Austausch zwischen Kernsaft und Plasma bedingt wird. Die dadurch im Plasma entstandenen Diffusionsströmungen bedingen den strahlenden Kern. Gleichzeitig damit kommt es auch zum Austritt von chromatischer Substanz aus der ganzen Kernoberfläche. Die in diesem Stadium fixierten und gefärbten Präparate zeigen deshalb einen dunklen Hof um den Kern[2].

Da die Kernsubstanzen stärker osmotisch wirksam als das Plasma sind, wächst der Kern trotz dem partiellen Austritt von Flüssigkeit immer weiter (der Strom von außen nach innen ist stärker als umgekehrt), und es kommt schließlich hier auch zur Bildung von großen Rissen in der Membran, welche zu einer heteropolen Anordnung des Chromatins im Kerne und zur radiären Anordnung der vom Kerne ins

---

[1] Strahlende Kerne bei den unreifen Eiern sind von Leydig (*Gasteropoda*, 1876; *Phalangium*, 1888), Korschelt (*Antedon rosacea*, 1889), Lebrun (*Rana temporaria*, *Bufo vulgaris* 1901), van Bambeke usw. beschrieben worden.

[2] Bei sehr stark strahlenden Kernen reihen sich die vom Kerne ausgestoßenen Chromatinsubstanzen wie auch die im Plasma vorhandenen festen Bestandteile, von den Diffusionsströmungen mitgerissen, auf die Strahlungsradien an, was für das Deutlichwerden der Strahlung sehr viel beiträgt.

Plasma ausgestoßenen Chromidien führen. Auf diese Weise entsteht das von Hertwig als »Spongioses Centrosom« beschriebene Gebilde, welches nach der von Goldschmidt und mir versuchten Deutung in die Kategorie der Chromidialgebilde einzureihen ist.

Durch Austritt von Kernflüssigkeit durch die feinen Poren der Kernmembran sind auch die oft beschriebenen strahlenden Kerne der *Gregarinen* zu erklären. Daß die Strahlungskernfiguren bei dieser Protozoengruppe eine so verbreitete Erscheinung sind, hat seinen Grund darin, daß es im Leben einer *Gregarine* zu keiner Zellteilung kommt. Infolgedessen wächst der Kern enorm an Größe zu. Es kommen schließlich Momente, in welchen die unter großer Spannung sich befindende Kernflüssigkeit durch die ausgedehnten Poren der Kernmembran energischer nach außen austritt, hier Ursache von Diffusionsströmungen werdend: es entstehen die strahlenden Kerne, welche hier auch durch das partielle allseitige Austreten von Chromatin an gefärbten Präparaten einen dunklen Hof aufweisen. Nach diesen Stadien kommt es auch bei den *Gregarinen* durch Einreißen der Membran zu einer ausgiebigen Chromidienbildung, deren Ursache und deren Folge genau dieselben sind wie bei den früher beschriebenen ähnlichen Fällen. Diese periodische Chromidienbildung hat kürzlich Kuschakewitsch (1907) an *Gregarinen* aus der Larve von *Tenebrio molitor* eingehend beschrieben und abgebildet.

Endlich möchte ich jene Fälle nicht unerwähnt lassen, wo nur ein kleiner abgeschnürter Kernteil, wie dies z. B. bei den *Gregarinen* oft vorkommt (Drzewecki, Kuschakewitsch), oder aber einzelne vom Kerne ausgetretene Chromatinteilchen Sitz von Strahlungserscheinungen sind. Bei allen diesen Fällen haben wir es wieder mit Diffusionsströmungen zu tun, verursacht durch den allmählichen Zerfall der betreffenden Gebilde. Hiermit stimme ich vollkommen mit der schon im Jahre 1899 von Fischer gegebenen Erklärung überein.

So sehen wir, daß die Strahlungserscheinungen rein mechanische Ursachen haben und auf Wachstumserscheinungen des Kernes und auf Wechselbeziehungen vom Kerne zum Protoplasma zurückzuführen sind.

Versuche, die Strahlungserscheinungen im Plasma auf das Vorhandensein von Diffusionsströmungen zurückzuführen, sind schon früher gemacht worden. So schreibt im Jahre 1874 Auerbach: »Die Strahlen um die Spitzen des Kernes sind eben der Ausdruck der Bahnen[1]),

[1]) Auf die von Auerbach, wie auch von Bütschli gegebene Deutung der Polstrahlungen werde ich in einem späteren Aufsatz in einem andern Zusammenhang eingehen. Dort werde ich auch die vielen, von so namhaften

innerhalb welcher feine Strömchen des Kernsaftes in das Protoplasma eindringen, die Dotterkügelchen entweder bei Seite schiebend oder vor sich her jagend.« Sehr eingehende Angaben über die perinucleären Strahlungen als von Diffusionsströmungen hervorgerufen, finden sich besonders bei Fischer (1899). Er sagt (S. 263), dieselben »könnten aber auch Selbststrahlungen des Kernes sein, dadurch hervorgerufen, daß aus dem Kern irgend ein Stoff allseitig hervordringt, der mit cytoplasmatischen Stoffen unlösliche Verbindungen eingeht.« — Auch Bütschli hält die Polstrahlen für den Ausdruck von Diffusionsströmungen, welche durch Flüssigkeitsaufnahme von Seiten der Polkörperchen hervorgerufen werden. Erwähnenswert sind hier ferner die Versuche Giardinas (1902—1903), welcher durch Einwirkung von hypotonischen Lösungen auf die Seeigeleier eine pralle Füllung der Kerne erzielte und im Zusammenhang damit das Erscheinen von Strahlungsfiguren um den Kern beobachten konnte. Er führt diese Erscheinung ebenfalls auf Diffusionsströmungen zurück.

Nach dieser Unterbrechung verfolgen wir die weiteren Umänderungen, welche die Geschlechtszellen während der Wachstumsperiode durchmachen.

Die besprochenen zwei mißglückten Teilungen führen mit sich, daß die Geschlechtszellen in einen für die Ausübung der Lebensprozesse sehr ungünstigen Zustand geraten. Das sind zwei kritische Momente im Zellenleben. Durch die während derselben erfolgende starke Chromidienbildung wird zwar eine Verminderung der Kernsubstanz herbeigeführt, die Selbstregulation wird aber in diesen letzten Stadien der Zellgenerationsfolge immer ungenügender. Viele Zellen können sich durch dieselbe von dem akuten abnormen Zustande nicht erholen und verfallen der Degeneration. In diesen Momenten fallen in der Tat zwei starke Degenerationswellen zusammen, auf die ich in meinen früheren Untersuchungen an *Paludina* hingewiesen habe.

Die Zellen, welche den akuten Zustand durchgemacht haben, beginnen von neuem zu wachsen, und zwar tritt jetzt ein starkes Anwachsen des Protoplasmas ein. Die Ursache dieses Anwachsens suchte ich experimentell durch Durchschneidungsversuche an dem

---

Forschern wie Bütschli, Boveri, Rhumbler, Fischer, Heidenhain usw. gegebenen Erklärungen für das Zustandekommen der Plasmastrahlungen näher besprechen.

Ciliaten *Frontonia* zu ergründen. Es gelang mir, bei *Frontonia* ganz heteropole Teilungen zu erzielen (näheres in dem ersten Abschnitte dieser Arbeit). Das eine Teilstück war ganz von normaler Größe, das andre dagegen bestand fast ausschließlich aus der einen Hälfte des geteilten Kernes, nur mit einer dünnen Schicht von Plasma umgeben. Das kleine Stück wies in seinem Kernplasmaverhältnis dieselbe Relation auf, wie sie eine Geschlechtszelle nach der zweiten unterdrückten Teilung aufweist. Da die Menge des Plasmas zu gering war, um eine wirksame Resorption des Kernes herbeizuführen, wurde der entgegengesetzte Weg eingeschlagen. Das Plasma begann infolge des zu großen Kernes allmählich sehr langsam zu wachsen, und nachdem auf diese Weise die nötige Kernplasmaspannung erreicht war, teilte sich schließlich die Zelle, wenn auch mit einer Verspätung von ca. 4 Tagen (Experiment Nr. 10, S. 335). Bei diesem Experiment ist aber etwas, was nicht genau mit dem Zustand einer Geschlechtszelle verglichen werden kann, vorhanden. Die zum Experiment dienende *Frontonia* war ein ganz normales Tier mit einem noch sehr lebensfähigen Plasma. Bei den Geschlechtszellen, welche am Ende einer Zellgenerationsreihe sich befinden, liegen die Verhältnisse etwas anders. Durch die vielen, von denselben durchgemachten Depressionen kommt es schließlich bei den Geschlechtszellen zu einer Akkumulation von die Lebensprozesse erschwerenden Wirkungen, und das Plasma bleibt infolgedessen nicht mehr so reaktionsfähig.

Ich habe daher, wie ich es im ersten Abschnitt auseinandersetzte, versucht, durch wiederholte experimentelle Eingriffe (Entfernung eines Teils des Plasmas) die Zelle schließlich in solch einen Zustand der Schwächung zu bringen, welcher demjenigen einer Geschlechtszelle, die sich in der Wachstumsperiode befindet, gleichzustellen ist. 10 Tage nach der vierten Operation (siehe die nähere Beschreibung im I. Abschnitt dieser Arbeit — Versuch 7) starb die Zelle, indem sie nur ein sehr geringes Wachstum zeigte. Nach den wiederholten Operationen konnte sich die Zelle nicht mehr durch Selbstregulation retten. Diese Versuche zeigen, daß trotz dem abnorm großen Kerne ein sehr langsam vor sich gehendes Wachstum der Zelle zustande kommen kann, welches aber, wenn die Zelle zu stark von den vorhergehenden Depressionen beeinflußt worden ist, nicht zu einer Teilung führen kann. Die Zelle geht vielmehr nach einer gewissen Zeit zugrunde.

Ähnlich ist es mit den Geschlechtszellen. Trotz der regen Chromidienbildung tritt die Zelle in einem sehr kritischen Zustande

(mit einem sehr großen und chromatinreichen Kerne) ihr weiteres, langsames Wachstum an. Dies darf man nicht aus dem Auge verlieren, wenn man sich klar werden will über die von diesem Moment ab in den Geschlechtszellen sich abspielenden Vorgänge. Der bezeichnendste von diesen Momenten ist die Dotterbildung. Es ist eine auffallende Erscheinung, daß die Prozesse der Dotterbildung erst nach der zweiten unterdrückten Teilung der Geschlechtszellen einzutreten pflegen und allmählich an Intensität gegen die endgültige Stockung des Zellwachstums (vor der Richtungskörperbildung) zunehmen. Halten wir uns einige Zeit lang bei diesen wichtigen Vorgängen, welche eine so große Rolle bei der Betrachtung der Geschlechtszellen gespielt und maßgebend die Beurteilung derselben beeinflußt haben, auf.

Das nähere Studium der Dotterbildungsprozesse bei den Geschlechtszellen, besonders in den letzten Jahren [VAN DER STRICHT (1904—1905), D'HOLLANDER (1904), LAMS (1907), BLUNTSCHLI (1904,) POPOFF (1907)], hat ergeben, daß ein gewisser zeitlicher Zusammenhang zwischen Dotterbildung und starker Chromidienausstoßung besteht. Diese Untersuchungen haben ferner ergeben, daß die ersten Spuren von Dotter als kleine Kügelchen im Plasma entstehen und daß die Zahl dieser, der »Deutoplasmakügelchen«, allmählich wächst. Man hat nun versucht, besonders VAN DER STRICHT und seine Schule, nachzuweisen, daß die ins Plasma ausgestoßenen Chromidien in direktem genetischen Zusammenhang mit der Dotterbildung stehen, d. h. daß die Chromidien die alleinige Bildungsquelle des Dotters sind. Meine Untersuchungen an *Paludina* und diejenigen BLUNTSCHLIS an *Ascidia microcosmos* konnten diesen Teil der Befunde VAN DER STRICHTS nicht in vollem Umfange bestätigen, sie bestätigten aber nochmals die zeitliche Koexistenz von Chromidien- und Dotterbildung. Eine allgemeine Auffassung dieser merkwürdigen Koexistenz versuchte GOLDSCHMIDT (1904), von seiner Doppelkernigkeitshypothese ausgehend, zu geben. Wie bekannt, unterscheidet GOLDSCHMIDT zweierlei prinzipiell verschiedene Chromatinsorten in der Zelle, Idiochromatin, welches Träger der Vererbungseigenschaften ist, und Trophochromatin, welches allein trophischen (nutritorischen usw.) Funktionen der Zelle vorsteht[1]). Gewöhnlich finden wir in einem

[1]) Die Bezeichnungen Idio- und Trophochromatin stammen von LUBOSCH (1901) her. Damit sei auch ein Versehen in den Literaturangaben meiner früheren Arbeit: »Eibildung bei *Paludina* usw.« beseitigt.

Kerne die beiden Chromatinarten gemischt (Amphinucleus).. Bei starker Funktion der Zelle treten aber Teile des trophischen Chromatins vom Kerne ins Plasma über (Chromidienbildung), um hier die Plasmafunktionen zu dirigieren. Solch einen Fall sehen wir nach Goldschmidt bei den Geschlechtszellen verwirklicht. In der Tat, nach der allgemein verbreiteten Auffassung befinden sich die Geschlechtszellen während der Dotterbildung auf dem Höhepunkt ihrer assimilatorischen und bildnerischen Tätigkeit. Es ist deswegen nichts natürlicher als die Annahme, daß die in diesem Moment vom Kerne ins Plasma ausgetretenen Chromidien Trophochromatin darstellen. Diese Auffassungsweise erklärt somit das zeitliche Zusammenfallen von Chromidien und Dotterbildung.

Mir scheint aber, daß in diesem Falle die Grundauffassung, auf welcher die Erklärung Goldschmidts hauptsächlich fußt, d. i. daß die Dotterbildung der Geschlechtszellen der Ausdruck einer erhöhten Tätigkeit der Zelle ist, nicht das Richtige trifft. Ich glaube vielmehr annehmen zu dürfen, daß der Zusammenhang zwischen Chromidienausstoßung und Dotterbildung einen andern ursächlichen Moment hat. Ich will diesen Punkt näher präzisieren.

Wenn man den abnormen Zustand der Geschlechtszellen in den letzten Stadien der Zellgenerationsfolge berücksichtigt, wenn man immer vor Augen hat, daß die Bildung der Chromidien, wie ich es oben dargestellt habe, ein rein regulatorischer Vorgang der Zelle im Sinne Hertwigs ist, wenn man ferner bedenkt, daß infolge des abnormen Kernwachstums die Zahl der aus dem Kerne ausgestoßenen Chromidien allmählich zunimmt, so liegt der Gedanke nicht fern, daß die Zelle durch alle diese Chromidienbildungsprozesse die letzten Anstrengungen zu einer Regulation macht. Die ganze vorhergehende Reihe von Depressionen hat aber die Mißstände zwischen Kern und Protoplasma so sehr verschärft, das Plasma selbst ist durch die wiederholten Resorptionsprozesse so sehr geschwächt worden, daß schließlich ein Moment kommt, in welchem die Zelle nicht mehr assimilationsfähig ist. Die von außen der Zelle zugeführte Nahrung kann nicht mehr in höhere synthetische Stufen übergeführt werden, d. h. die Synthese des Nahrungsmaterials kann nicht mehr zur Plasmabildung gebracht werden. Die Nahrung bleibt infolgedessen als eine synthetisch niedrigere organische Gruppe im Zellplasma eingelagert. Solche niedere synthetische Stufen der lebenden Substanz sind die Dotterstoffe, die Fette, die Glykogene usw. Alle diese Stoffe, welche auf dem Wege ihrer synthetischen Umwandlung stehen geblieben

sind, können durch geeignete Fixierung und Färbung nachgewiesen werden. Die Dotterbildung, Fettbildung, Glykogenbildung usw. bei den Geschlechtszellen ist demnach nicht als ein Zeichen erhöhter Zelltätigkeit aufzufassen, sondern diese Prozesse der Dotterbildung usw. zeugen für eine gelähmte Tätigkeit der Zelle, sie sind der Ausdruck der Unfähigkeit, die organische Synthese zu Ende zu führen.

Diese Betrachtungsweise erklärt somit den zeitlichen Zusammenhang zwischen starker Chromidienbildung und dem Auftreten von Dotter, Fett usw. Sie steht außerdem in Einklang mit der ganzen vorhergehenden Geschichte der Geschlechtszellen. Die Prozesse der Dotterbildung usw. sind der prägnanteste Ausdruck der vorher beschriebenen allmählichen Annäherung der Geschlechtszellen an das Ende ihrer Zellgenerationsfolge. Wollte man die Dotter- usw. Bildungsprozesse als eine erhöhte Tätigkeit der Zelle auffassen, so wäre man genötigt, die ganze Reihe von Depressionszuständen und von unterdrückten Teilungen, welche die Geschlechtszellen durchmachen, unberücksichtigt zu lassen. Solch eine Betrachtungsweise würde auch in Widerspruch zu dem weiteren Schicksal der Geschlechtszellen treten. Denn schließlich wird die Zelle unfähig, die zugeführte Nahrung auch nur bis zu irgendeiner höheren Assimilationsstufe zu bringen. Infolgedessen hört die osmotische Spannung auf, welche in jeder Zelle Ursache der Nahrungsströmung von außen nach dem Inneren der Zelle ist. Die Anhäufung von nicht weiter assimilierbarer Nahrung findet ihr Ende. Das Wachstum der Zelle kommt dadurch zum Stillstand. Die Zelle löst sich in diesem Moment aus dem lockeren Verband, in welchem sie sich befand, geht, sich selbst überlassen, an typischen Degenerationserscheinungen zugrunde und wird vom Organismus ausgestoßen oder resorbiert. Auffallend ist in der Tat der große Prozentsatz der Degenerationen in diesem Moment, ein Tatbestand, welcher mit der Annahme, die in dem Dotterbildungsprozesse usw. der Zelle den Ausdruck einer normalen erhöhten Tätigkeit derselben sieht, unvereinbar ist.

Außer dem oben verzeichneten Vorgang der Dotterbildung, welchem der größte Teil des Dotters hauptsächlich seinen Ursprung verdankt, greifen in den Dotterbildungsprozeß auch absteigende chemische Prozesse ein. Verschiedene organische Zellbestandteile verfallen allmählich infolge der schweren Funktionsstörung der Zelle einer regressiven Metamorphose und geben nach dieser Weise den Ursprung niederer Stufen organischer Verbindungen: es bilden sich Dotter, Fett usw. Solch einen Zerfall erleiden die ins Plasma ausgestoßenen

Chromidien. Auf diese Weise ist der oft, besonders von VAN DER STRICHT und seinen Schülern verzeichnete enge genetische Zusammenhang zwischen Chromidien- und Dotterbildung zu erklären. Die genannten Autoren konnten das allmähliche Verbrauchen der Chromidien, ihre Einschmelzung und die unmittelbar darauffolgende Dotterbildung verfolgen. Solche Prozesse konnte ich auch an *Paludina* beobachten. An diesem Objekt ist oft zu bemerken, wie um die im Zerfall begriffenen Chromidien Dottersubstanzen entstehen. Bei der Dotterbildung sind somit zwei Prozesse zu unterscheiden, welche, von ganz diametral entgegengesetzten Endpunkten anfangend, zu gleichen Resultaten führen[1]).

Die hier vorgetragene Auffassung der Dotter-, Fett- usw. Bildung bedarf einiger Erläuterungen und einer weiteren Ausführung. Es gilt vor allem zu zeigen, daß die Dotter-, Fett-, Glykogenbildungsprozesse usw. immer in solchem schwer zu überwindendem Zustande der Zelle auftreten. Eine Übersicht der diesbezüglich bekannten Fälle ist daher nötig, und zwar werde ich bei derselben wieder mit den Geschlechtszellen anfangen.

Die Schlußglieder einer Protozoenzellgenerationsfolge — die Conjugationstiere — entsprechen, wie ich es früher auseinandersetzte, vollkommen den Geschlechtszellen der Metazoen. Da die conjugierenden Protozoen Depressionstiere sind, kommt es hier auch zu Dotter- und Fettbildungsprozessen, welche dieselben Ursachen: 1. ungenügende Assimilation und 2. Zerfall von höheren organischen Substanzen haben[2]. Da bei den freiconjugierenden Protozoen der kaum eingetretene Depressionszustand unmittelbar mit einer kurz dauernden Conjugation abgeschlossen wird, treten die Dotter-, Fett- usw. Bildungsprozesse nicht so deutlich hervor. Trotzdem aber nimmt auch hier, wie schon HERTWIG (89), MAUPAS (88) gefunden haben und wie ich es gleichfalls beobachten konnte (1907), das Protoplasma der Conjuganten ein trüberes Aussehen an, was auf Störungen der

---

[1]) Nach dieser Auffassungsweise sind Dotterbildungsprozesse usw. auch bei den männlichen Geschlechtszellen zu erwarten. Das ist in der Tat der Fall (*Ascaris*, *Salamandra*, *Helix* usw.). Daß sie hier nicht so auffallender Natur sind, hängt mit den beträchtlich kleineren Dimensionen der männlichen Geschlechtszellen zusammen.

[2]) Ob die unassimilierbaren Nahrungssubstanzen in Dotter, Fett, Glykogen usw. übergeführt werden, hängt von den Besonderheiten des Stoffwechsels jeder einzelnen Zellenart, d. h. von den Zwischenassimilationsgliedern ab, welche die lebende Substanz bei den verschiedensten Zellarten durchlaufen muß.

Assimilationsprozesse hindeutet. Deutlich treten die Dotter-, Fett- usw. Bildungsprozesse bei solchen Protozoen auf, bei welchen die Geschlechtsprozesse langsam vor sich gehen. Dieser Fall ist bei *Actinosphaerium* verwirklicht. Mit dem Eintreten der Depression nimmt dieses *Helioxoon* nur spärliche Nahrung in sich auf (Hertwig [98]). Von dieser schlägt ein Teil den Weg der höheren Synthese ein, der andre dagegen bleibt im Körper unverändert, um schließlich ausgestoßen zu werden. Gleich darauf encystiert sich das Tier. Bei dem in der Cyste ziemlich lang dauernden Richtungskörperbildungsprozesse, Zerfall in Primär- und Sekundärcysten, wie es hauptsächlich Brauer und Hertwig beschrieben haben, tritt nach letzterem Autor um den Kern der einzelnen Cysten eine starke Anhäufung von dotterähnlichen Substanzen auf. Diese dotterähnlichen Substanzen sind demnach die direkte Folge des starken Depressionszustandes, in welchem die Tiere sich befinden, und verdanken deshalb ihren Ursprung den oben verzeichneten zwei Ursachen. Daß dies in der Tat der Fall ist, beweisen die pathologischen Cysten. Bei diesen tritt die Bildung von dotterähnlichen Substanzen besonders ausgiebig (Untersuchungen von Miß Doris Mackinnon. Briefliche Mitteil.) auf.

Dieser letzte Fall führt uns wieder unmittelbar zur Betrachtung solcher Fälle bei den Geschlechtszellen der Metazoen, welche früher als normal einer Degeneration entgegengehen. Solch einen prägnanten Fall haben wir beim Bidderschen Organ der *Bufoniden* vor uns. Wie bekannt, besitzt diese Amphibienfamilie eine frühere Geschlechtszellanlage, in welcher die Eier, nachdem sie in die Wachstumsperiode eingetreten sind, allmählich unter Degenerationserscheinungen zugrunde gehen und nicht in Funktion treten können. Diese Geschlechtszellen kommen in ihrer Entwicklung nicht über das Pachytenstadium hinaus. Es ist auffallend, daß in den letzten Momenten der Entwicklung dieser abortiven Geschlechtszellen, wie es die neuen Untersuchungen Elpatjewskys (1908) zeigen, typische Dotterbildungsprozesse eintreten, welche bis ins kleinste (»Dotterkern« usw.) genau denjenigen entsprechen, welche sich bei einer gewöhnlichen Geschlechtszelle abspielen.

Im Bidderschen Organ haben wir somit einen Fall vor uns, bei welchem infolge einer früher eintretenden Assimilationsstörung auch die Dotterbildungsprozesse als unmittelbare Folge derselben sich früher einzustellen pflegen. Wie will man die Dotterbildung im Bidderschen Organ, welches einer so offenkundigen Degeneration entgegensteht, als Folge einer erhöhten Zellfunktion erklären?

Genau solche frühzeitige Dotterbildung tritt bei den Geschlechtszellen auch dann ein, wenn dieselben infolge krankhafter Prozesse vorzeitig in einen Zustand ungenügender organischer Synthese eintreten und gleich darauf der Degeneration verfallen. Besonders lehrreich in dieser Beziehung ist der von Frl. Plehn (1906) beschriebene Ovarialtumor eines Frosches. Bei dem krankhaften Ovarium konnte die Verf. eine regelrechte Dotterbildung (acidophil sich färbender Substanzen) beobachten, und zwar trat dieselbe auch hier früher auf, als sie sich gewöhnlich einzustellen pflegt. In dem Falle haben wir ganz analoge Prozesse, wie wir sie beim Bidderschen Organ kennen gelernt haben. Die Entwicklungsstörung liegt nur im ersten Falle (beim Bidderschen Organ) im üblichen Stoffwechsel des Organismus selbst, im zweiten Falle ist sie Folge einer krankhaften Erscheinung.

Ohne mich weiter bei einzelnen Fällen von Geschlechtszellen aufzuhalten, möchte ich nur bemerken, daß solche frühzeitigen Prozesse von Dotterbildung, Fettbildung usw. bei allen krankhaften Modifikationen der Geschlechtszellen einzutreten pflegen. In allen diesen Fällen, wie dies der Fall auch bei den »normalen« Geschlechtszellen ist, haben sie ihre Ursache in der ungenügenden Assimilationsfähigkeit der Zelle. Die Dotterbildung, welche hier ohnedies am Ende der Zellgenerationsfolge eingetreten wäre, wird durch vorzeitige Störung sozusagen künstlich beschlennigt.

Typische Dotterbildungsprozesse mit der Entstehung der mehrfach bei den Geschlechtszellen als »Dotterkern« beschriebenen Deutoplasmakugeln treten auch bei den Gewebszellen ein, und auch dort immer in solchen Fällen, in welchen die Gewebszellen nahe vor einer Degeneration stehen. Ein klassisches Beispiel dafür bietet die Entwicklung der Thymus. Wie bekannt, zeigt dieses Organ im tierischen Körper eine vorübergehende Existenz, um später größtenteils einer Degeneration anheimzufallen. Am Ende der Thymusentwicklung stellen sich infolge einer lebhaften vorhergehenden Vermehrung starke Mißstände in den Zellen ein, so daß sie ihre Teilungsfähigkeit verlieren. Die auftretenden Versuche zur Teilung werden unterdrückt (siehe Marcus [1907]). Nach diesem Zeitpunkt treten in den Thymuszellen typische Dotterbildungsprozesse ein, und gleich darauf verfallen die Zellen einer Degeneration. Diese Dotterbildungsprozesse sind genau von Stöhr beschrieben, kürzlich sind sie auch von Marcus einem eingehenden Studium unterworfen worden. Es ist klar, daß die Dotterbildung in diesen Fällen Ausdruck einer herabgesetzten assimilatorischen Tätigkeit der Zelle ist, wie

ich es auch bei den Geschlechtszellen angenommen habe. Und wenn man die ganze pathologische Anatomie überblickt, so wimmelt es von Beispielen, daß es in jedem abnormen Zustand der Zelle zu Dotterbildung, Fettbildung usw. kommt. Die Bezeichnungen »Dotterdegeneration«, »Fettdegeneration« usw. sind Fachausdrücke geworden.

Trotz dieser vielen Beispiele, welche für die oben vertretene Auffassung für die Dotter-, Fett- usw. Bildungsprozesse sprechen, wird der Gedanke, daß die Dotterbildung bei den Geschlechtszellen Ausdruck eines Zustandes erschwerter Funktion derselben sein kann, eines Zustandes, in welchem die Zelle am Ende ihres Lebenslaufes steht und ohne das Eintreten der Befruchtung dem Zerfall anheimfällt, sehr gewagt erscheinen; und das um so mehr, als die Dotterbildung gerade bei den Geschlechtszellen so gut mit dem späteren Schicksal derselben im Einklang steht. Dieser Umstand hat es bis jetzt verhindert, die Vorgänge, welche zur »Aufspeicherung« von Reservenahrung führen, wie sie so auffällig bei den weiblichen Geschlechtszellen zutage tritt, auch von einer andern Seite zu beleuchten.

Im vorstehenden habe ich versucht, die Vorgänge, welche sich in der Entwicklung der Geschlechtszellen abspielen, als Ausdruck gewöhnlicher Wachstumserscheinungen der Zelle aufzufassen. Ich habe versucht, der jetzt so verbreiteten Betrachtung der Geschlechtszellen entgegenzutreten, indem ich zu zeigen suchte, daß die auf den ersten Blick so absonderlich erscheinenden Umbildungsprozesse der Geschlechtszellen nichts so sehr Außerordentliches und allein den Geschlechtszellen Zukommendes an sich haben, wie man es fast allgemein anzunehmen gewöhnt ist. Bis jetzt hat man, von den Anschauungen Weismanns allein ausgehend, in den Geschlechtszellen immer etwas Einzigartiges gesucht und dadurch die Erklärung sehr einleuchtender Vorgänge mit dem Schleier des Ungewöhnlichen verhüllt.

München, den 2. Juni 1907.

Zitierte Literatur.

Amelung, E. (1893), Über mittlere Zellengrößen. Inaug. Dissert. Würzburg.
Auerbach (1874), Organologische Studien. Breslau.
Ballowitz, E. (1900), Über das Epithel der Membrana elastica posterior des Auges, seine Kerne und eine merkwürdige Struktur seiner großen Zellsphären. Arch. f. mikr. Anatomie. Bd. 56.

Bluntschli, K. (1904), Beobachtungen am Ovarialei des Monascidie Cynthia microcosmus. Morph. Jahrb. Bd. 32.

Boveri, Th. (1888), Zellstudien II. Die Befruchtung und Teilnng des Eies von Ascaris megalocephala. Jena.

—— (1904), Ergebnisse über die Konstitution der chromatischen Substanz des Zellkernes. Jena.

—— (1900), Zellenstudien, IV. Über die Natur der Centrosomen. Jena.

Bütschli, O. (1876), Studien über die ersten Entwicklungsvorgänge der Eizelle. Abh. Senkenberg. Ges. Bd. X.

Elpatjewsky, W. (1908), Über das Biddersche Organ. Im Drnck.

Fick, R. (1905), Betrachtnngen über die Chromosomen; ihre Individualität, Reduktion und Vererbung. Arch. f. Anat. und Physiologie.

Fischer, A. (1899), Fixierung, Färbung und Bau des Protoplasmas. Jena.

Gerassimow, J. (1901), Über den Einfluß des Kernes auf das Wachstum der Zelle. Moskau.

—— (1902), Die Abhäugigkeit der Größe der Zelle von der Menge ihrer Kernmasse. Zeitschr. f. Allg. Phys. I. Bd. III. Heft.

—— (1904a), Über die Größe des Zellkernes. Beihefte zum Bot. Centralblatt Bd. XVIII. Abt. I. Heft 1.

—— (1904b), Znr Physiologie der Zelle. Bulletin de la Soc. Impér. des Natur. de Moscou. No. 1.

Giardina, A. (1902—1903), Note sul meccanismo della fecondazione e della divisione cellulare, studiato principalmente in uova di echini. Anat. Anz. Bd. 21 u. 22.

Goldschmidt, R. (1904a, Der Chromidialapparat lebhaft funktionierender Gewebszellen (Histolog. Unters. an Nematoden II). Zool. Jahrb. Bd. 21.

—— (1904b), Die Chromidien der Protozoen. Arch. f. Protistenkunde. Bd. 5.

—— u. Popoff, M. 1907, Die Karyokinese der Protozoen und der Chromidialapparat der Protozoen- und Metazoenzelle. Arch. f. Protistenk. Bd. 8.

Hertwig, R. (1898), Über Kernteilung, Richtungskörperbildung und Befruchtung von Actinosphaerium Eichhorni. München.

—— (1902), Die Protozoeu und die Zelltheorie. Arch. f. Protistenk. Bd. 1.

—— (1903a), Über das Wechselverhältnis von Kern und Protoplasma. Müncheu, Verlag Lehmann.

—— (1903b), Über Korrelation von Zell- und Kerngröße und ihre Bedeutung für die geschlechtliche Differenzierung und die Teilung der Zelle. Biol. Centralbl. Bd. 23.

—— 1905, Über das Problem der sexuellen Differenzierung. Verh. d. Zool. Ges. 15. Vers.

—— 1906, Über die Ursache des Todes. Öffentl. Vertr. 7. Dez. (Erschienen in Allg. Ztg. Nr. 288—289).

—— (1907), Über den Chromidialapparat und den Dualismus der Kernsubstanzen. Sitzungsber. d. Ges. f. Morph. u. Phys. München.

D'Hollander, 1904. Recherches sur l'oogenèse et sur la structure et la signification du noyau vitellin de Balbiani chez les oiseaux. Arch. d'anat. Microsc. T. VII.

Kanitz, A. (1907), Der Einfluß der Temperatur auf die pulsierenden Vacuolen der Infusorien und die Abhängigkeit biologischer Vorgänge von der Temperatur überhanpt. Biol. Centralbl. Bd. 27.

Kuschakewitsch, S. (1907), Beobachtungen über vegetative, degenerative und germinative Vorgänge bei den Gregarinen des Mehlwurmdarmes. Arch. f. Protistenk. Festschrift für R. Hertwig.

Lams, H. (1907), Contribution à l'étude de la genèse du vitellus dans l'ovule des Amphibiens. Archives d'anatomie microscop. T. IX.

Lubosch, W. (1901), Über die Eireifung der Metazoen, insbesondere über die Rolle der Nucleolarsubstanz und die Erscheinungen der Dotterbildung. Ergebn. d. Anat. u. Entwicklungsg. Bd. XI.

Marcus, H. (1906a), Ei- und Samenreife bei Ascaris mystax. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 68.

—— (1906b), Über die Wirkung der Temperatur auf die Furchung bei Seeigeleiern. Arch. f. Entwicklungsmechanik. Bd. 22.

—— (1907a), Über den Aggregatzustand der Kernmembran. Sitzb. d. Ges. f. Morph. u. Phys. München.

—— (1907b), Über die Thymus. Verh. d. Anat. Gesellschaft. Würzburg.

Peter, K. (1906), Der Grad der Beschleunigung tierischer Entwicklung durch erhöhte Temperatur. Archiv f. Entwicklungsmechanik. Bd. 20.

Plehn, M. (1906), Über Geschwülste bei Kaltblütern. Z. f. Krebsforschung. Bd. 4. 3. Heft.

Popoff, M. (1906), Zur Frage der Homologisierung des Binnennetzes der Ganglienzellen mit den Chromidien (= Mitochondria usw.) der Geschlechtszellen. Anat. Anz. Bd. 29.

—— (1907a), Eibildung bei Paludina vivipara und Chromidien bei Paludina und Helix usw. Arch. f. mikroskop. Anatomie. Bd. 70.

—— (1907b), Depression der Protozoenzelle und der Geschlechtszellen der Metazoen. Arch. f. Protist. Festschrift für R. Hertwig.

Rabl, C. (1897), Über den Bau und die Entwicklung der Linse. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 63.

Rawitz, B. (1906), Untersuchungen über Zellteilung. 1. Das Verhalten der Attraktionssphäre bei der Einleitung der Teilung der Spermatozoen von Salamandra maculosa. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 47.

Rhumbler, L. (1896), Versnch einer mechanischen Erklärung der indirekten Zell- und Kernteilung. Arch. f. Entwicklungsmechanik. Bd. III.

Sjövall, E. (1905), Über Spinalganglienzellen und Markscheiden. Zugleich ein Versnch, die Wirkungsweise der Osmiumsäure zu analysieren. Anat. Hefte. Heft 91.

Van der Stricht (1904), La structure de l'oeuf des Mammifères. Première Partie-L'oocyte au stade de l'accroissement. Arch. de Biol. t. XXI.

—— (1905a), La strncture de l'oeuf des Mammifères. Seconde Partie-Strncture de l'oenf ovarique de la femme. Bull. d. l'Acad. R. d. med. de Belgique.

—— (1905b), La Structure de l'oeuf dn chanve-souris (V. noctula). Verh. d. Anat. Ges. auf d. 19. Versammlung.

Winiwarter, v. (1900), Recherches sur l'ovogenèse et l'organogenèse de l'ovaire des Mammifères (lapin et homme). Arch. d. Biol. t. XVII.

Woltereck, R. (1898), Zur Bildung und Entwicklung des Ostrakoden-Eies. Zeitschr. f. Wiss. Zool. Bd. 64.

Nuclear Division in Funkia.

By

M. G. Sykes.

Girton College, Cambridge, & Bathurst Student of Newnham College, Cambridge.

With plates VIII—IX and 1 figure in the text.

The material necessary for an investigation of the reduction division in the pollen mother cells of *Funkia ovata* and *Funkia sieboldiana* was collected for me before the results of STRASBURGER's [1] and MIYAKE's [2] recent papers dealing with the subject were known. After some consideration, it appeared to me that there still remained several points of interest which would repay further study.

My thanks are due to Mr. R. P. GREGORY both for collecting and preserving the material used in this research and also for his kind interest and help in my work.

I. Methods.

The material, consisting of flower buds of *F. ovata* and *F. sieboldiana*, was fixed in chromacetic and dehydrated by evaporation of dilute glycerine; from the strong glycerine it was transferred to absolute alcohol and embedded in paraffin by means of the cedar wood oil method. For staining, HEIDENHAIN's iron alum-haematoxylin was usually employed, though it was often found advisable to compare the preparations thus obtained with others which had been treated with FLEMMING's triple stain.

The different series varied in thickness, but as a rule sections from 3—5 μ thick were found most useful for the study of the

[1] E. STRASBURGER; P. J. 1906. p. 1.
[2] K. MIYAKE. P. J. 1906. p. 84.

earlier prophases and synapsis, while, for the later stages, sections from 5—12 μ were chiefly employed. Preparations thick enough to contain uncut nuclei of all stages were also examined.

II. Reduction Division.

a) Seriation of the stages. The large size of the nuclei in *Funkia* makes it an especially favourable plant in which to study nuclear division. Before deciding on the seriation of the different stages obtained, it was found best to draw numerous figures and to arrange them provisionally; this arrangement was then confirmed or corrected by a re-examination of the preparations. It was observed that the pollen mother cells of any single anther loculus were generally in slightly different stages of development, so that the nuclei at either or both ends differed slightly from those in the middle of the loculus; the assistance afforded by this fact can hardly be overestimated. For example, it is found that in one loculus, most of the nuclei of which contain double spiremes, a few nuclei at one, or more often both, ends are in synapsis; in other cases the double spireme stage is present only in a few nuclei situated at the ends of the loculus, while in the centre of the same loculus the nuclei are in the condition of single spiremes. Since nuclei which are in synapsis and those which contain the single spireme are never found in the same loculus there seems to be no doubt that the double spireme is intermediate between the other two stages. The same method of determining the correct seriation has been followed in every case.

b) The Heterotype division. I. Early prophases. The nuclear reticulum in the resting stage is composed of a number of knots connected by filaments. In sections treated with Flemming's triple stain both these constituents stain in a similar manner, but in preparations faintly stained with Heidenhain, it can be seen that numerous dark granules are present, embedded in a colourless substratum, the combination of the two forming the knots, while a few of these granules are also scattered in the filaments or threads connecting the knots[1]). It would seem to be almost impossible accurately to count the knots, but there can be no doubt that here, unlike those cases described by Overton[2]) and others, their number

[1]) Cf. Allens description in *L. canadense* (II) P. J. 1906.

[2]) Overton. P. J. 1906.

far exceeds the number of somatic chromosomes. This fact was also noted by STRASBURGER [1]).

The knots or aggregations soon unite together to form larger masses, the total number of aggregations being thereby reduced. At the same time strands of the reticulum approach in pairs and a double appearance [2]) is thus given to various regions of the network. This process was demonstrated in both HEIDENHAIN and FLEMMING preparations. At first (Fig. 11. Pl. VIII) a pair of threads end in a single common knot which is also connected by numerous lateral threads to other knots, but soon some of these connections are broken off and, as the double structure becomes more common throughout the nuclei, the aggregations which are now somewhat elongated, are clearly seen to be arranged parallel to one another in pairs; (Fig. 16. Pl. VIII).

In these aggregations it is often possible to distinguish clumps of granules connected by a fibrillar substance which gives the appearance of tightly bound and anastomosing threads. (Fig. 16. Pl. VIII.) These early stages were seen in the nuclei of both pollen mother cells and embryo sac mother cells, but no further stages of the latter were examined.

The aggregations were soon found to be paired throughout the nucleus; they become denser, more deeply staining and much more definite structures, but in *Funkia*, unlike the various Monocotyledons described by MIYAKE, I have found it impossible to fix any number for any special stage. In such cases as Figs. 12, 17, 18, etc. Pl. VIII, the knots are well defined structures, but their number is certainly far in excess of the number of somatic chromosomes and it seems unnecessary to regard them as bodies of a definite nature, such as is implied by the term »prochromosome«.

II. Early synapsis. In Figs. 18, 19. Pl. VIII, the reticulum appears to be somewhat contracted, and in Fig. 20. Pl. VIII it is drawn to one side of the nuclear cavity. The double nature of the reticulum at this stage is very obvious in many of the threads which still extend to the periphery of the nucleus (cf. Fig. 21. Pl. VIII), while the paired aggregations still increase in size and decrease in number.

---

[1]) STRASBURGER. III. p. 7 and p. 48, 1906.

[2]) A paired structure before synapsis has been noted by OVERTON and ALLEN. P. J. 1906.

[3]) OVERTON; 1906.

As two or more pairs are often seen in contact with one another there seems no doubt that reduction of number by means of fusion is still taking place, but here also, I find it quite impossible to state that any definite number of pairs of aggregations is ultimately formed. The smallest number figured are seen in Figs. 23, 24. Pl. VIII, where the whole nuclear mass forms a tight ball at one side of the nuclear cavity, in the midst of which it is generally impossible to distinguish clearly the separate threads, and often difficult, except in very thin sections to make out definitely the limits of each pair of aggregations. In faintly stained preparations, each aggregation can be seen to be made up of numerous granules, much more closely bound together, and forming a smaller and denser mass than formerly. The use of these thin sections however introduces another difficulty in ascertaining the number of the pairs, as they have to be counted in several successive sections. In all cases more than twelve pairs were found: and, although there sometimes seemed to be fewer than twenty-four pairs present, this was the number most frequently calculated. MIYAKE[1]) has noted the smaller number as sometimes occurring and suggests that the reduced number of chromosomes should be considered to be twelve and that the twenty-four arise later from these by fragmentation, but I should much prefer not to ascribe to these aggregations any positive homology with the chromosomes which are ultimately formed.

It may be of some interest to note here the appearances presented by numerous nuclei in early synapsis, belonging to cells situated in the periphery of anther loculi. Here the too rapid entrance of, or too long exposure to, the action of the fixing fluids has caused shrinking; large elongated, darkly staining bodies, in which a granular structure is visible, are found in these nuclei. There can be little doubt that these bodies represent the altered products of the aggregations described above, as they are nearly always obviously paired and there are usually about twenty-four pairs present.

In no nucleus could any clear instance of fusion[2]) between the members of a pair of aggregations be observed; Fig. 22. Pl. I is one of a very few examples in which apparently there was occasional contact, but no obviously single aggregations, such as those figured

---

[1]) MIYAKE. 1906. p. 89. and Str. III. 1906. p. 19.

[2]) STRASBURGER. II. 1904. p. 23. also III. 1906. p. 37 etc.

by Miyake[1]) were found. Some such single appearances were indeed sometimes noticed, but subsequent careful examination led me to believe that even these structures were in reality double. Even in Fig. 22 the linin threads are seen to be double and indeed in all cases, projecting double loops are easily to be found.

III. Late Synapsis and the formation of the Spireme. The nucleus grows considerably in size during synapsis, which apparently extends over a long period of time. The tightly wound ball becomes somewhat loosened and a spireme is spun out, during the formation of which each pair of aggregations becomes smaller and is gradually broken down into small granules, which with the help of the linin are arranged along the double thread. At first the granules are still arranged in masses of considerable size placed opposite each other, at uneven distances on the threads, (figs. 25 & 26. Pl. VIII.). Soon these become again subdivided and a continuous double spireme is thus formed, composed of two parallel threads of »linin« with small chromatin masses or chromomeres at equal intervals along its course; (Fig. 27. Pl. VIII.) The chromomeres are distinctly seen to be in pairs, the members of each pair being arranged on the two parallel threads; it was not possible to resolve each chromomere into granules. Very thin sections of some preparations at this stage, (Fig. 28. Pl. VIII) show minute fibrils of linin projecting irregularly from the swollen parts of the spireme in which the chromomeres are embedded. These can also be seen in Fig. 29, which represents a slightly more advanced stage in which the double spireme is seen to be less tightly coiled.

The fibrils of linin gradually become less obvious, the double spireme begins to fuse in places, while at the same time its coils are gradually loosened. The linin fuses first and this brings the members of each pair of chromomeres into contact with one another, (figs. 30 & 31); they finally fuse together and a single thick spireme, with single chromomeres at regular intervals, is thus produced. All the various stages of fusion are generally visible in a single nucleus, so that it would appear that they do not extend over a very long period. It is occasionally possible to find the ragged bits of linin, above referred to, projecting from the chromomeres on a fused but still contracted spireme but these are never present in the next stage.

---

[1]) Miyake. l. c. 1906. Fig. 116. Pl. V.

The single spireme now becomes much stretched and elongated and is uniformly distributed throughout the whole nuclear cavity. Fig. 34. Pl. VIII represents a very thin section of this stage, the cut ends being all in the plane of the section. The continuous, single, thin spireme does not seem to be of long duration and indications of fission soon appear in various parts of the thread; a double appearance is already indicated in various regions in Fig. 34. A double continuous uniformly distributed spireme is however never found and it is therefore certain that the fission does not extend along the whole length of the spireme before segmentation begins. The absence of a double loose spireme is also of great significance in connection with the seriation of the stages. Since all the double spiremes show more or less evident signs of synaptic contraction, the fusing spiremes very little and the single spiremes no signs of this, there can be no doubt of the order of these stages,[1]) and therefore no doubt that the double spireme gives rise to the single by the fusion of its two component threads.

I was quite unable to find in this series anything of the nature of a definite second contraction such as that described in other plants by several authors.[2])

IV. Segmentation of the spireme. It has been said that simultaneously with the splitting of the spireme, which takes place presumably along the line of previous fusion, segmentation occurs. Sometimes the fission is more or less visible throughout the length of the spireme, while segmentation has only occurred in one or two places, (Fig. 35. Pl. VIII.); in other cases the single spireme divides into many straight single lengths, (Fig. 38. Pl. VIII.), in which however, a double row of chromomeres is generally found. Sometimes the pieces formed are more or less looped or coiled, as seen in Figs. 36 & 37. Pl. VIII, in the former of which a nucleus is shown in which part of the spireme is still single, while in other places both granules and linin have split.

In a very few cases the spireme is thrown into regular loops arranged round the nucleolus, but no definite number of loops seems to be prevalent although there are generally fewer than twenty-four; it seems improbable that in *Funkia* this stage has any special significance. Overton and Allen have described loops each of which

[1]) See also P. 3.

[2]) Farmer and Moore. 1905. Fraser. B. A. Leicester. 1907.

they believe to represent a bivalent chromosome of which the univalent members diverge from one another; in *Funkia* however, the fission in the spireme can often be seen extending round the loops and it will be shown that the separation which occurs in the heterotype takes place along the line of this fission.

V. Formation of chromosomes. Figs. 39—40, Pl. IX show the next stage in which the spireme is divided up into double segments which are still unevenly scattered throughout the nuclear cavity. This stage is of very common occurrence in my preparations, a fact which appears to indicate that after segmentation is complete some little time elapses before any further change takes place.

The segments are sometimes straight, more often curved but generally in the form of loops: irregular fibrils of linin can again be seen projecting from the chromomeres[1]). Fine threads of linin[2]) also connect the ends of the segments (Fig. 38. Pl. IX.); the existence of these structures seems to suggest that the segments are not formed by the abrupt segmentation of the spireme, but by a gradual collection of material into specialised areas, which remain connected for a time by one, or generally two, delicate threads. The individual segments are of various lengths but there is no reason to suppose that all are homologus with the fully formed chromosomes of a later stage. It is possible that some of the longer segments already correspond to the large chromosomes; indeed five or six much longer than the others can usually be found in a nucleus. In some cases, such as in Fig. 43. Pl. IX, a break at the bend of what appears to have been a large loop suggests that here two large pairs of chromosomes are arising from one original segment. The shorter chromosomes are still united together in rows of three or more (Figs. 41, 42, 43, 44. Pl. IX.). Finally these rows break up and the short chromosomes become arranged round the periphery of the nucleus. In some well differentiated preparations the chromatin can be seen to be aggregated into two dense masses in each member of a pair of short chromosomes, producing a tetradlike appearance; this is seen in Fig. 45. Pl. IX., the line separating the pair being that of the longitudinal split in the spireme.

The six long pairs of chromosomes are usually found nearer the centre of the cavity and one or more of them is often in connection

[1]) Cf. p. 5 & Fig. 29. Pl. VIII.

[2]) Miyake, 1906. Fig. 54 Taf. IV. Figs. 120, 124 Taf. V. Atkinson, 1899. p. 5. Figs. 3, 8, 9, 10 Pl. I.

with the nucleolus[1]); the members of a pair are hardly ever twisted round each other. They next contract considerably, and becoming much shorter and thicker, assume also a more peripheral position[2]). They form short thick loops and it is such a stage as this which is interpreted by FARMER[3]) as arising by the breaking off of various loops from a spireme. In badly differentiated preparations, (Figs. 46. 47. Pl. IX), it is impossible to distinguish the aggregations of chromatin in these thick and densely staining objects, but in more favourable examples, (Figs. 45. 48 & Text Fig. A II'), a distinction between chromatin and linin can still be made[4]). In such cases the longitudinal fission (only seen with difficulty in Figs. 46—47) is clearly visible.

VI. The reduced number of chromosomes in *Funkia*. STRASBURGER[5]) gives the mean of a large number of countings of the somatic chromosomes as twenty-four; the same number, though there is some difficulty in fixing the number of the small chromosomes, has been found in the pollen mother cells by STRASBURGER and MIYAKE and in the present investigation. But STRASBURGER (1906) drew attention to the fact that here the eighteen small chromosomes are much smaller than any of those in the somatic nuclei divisions and MIYAKE[6]) has suggested that they are formed perhaps by fragmentation of the »anlage«. He thinks that there are some grounds for proposing twelve, the usual reduced number in the Liliaceae as the reduced number in *Funkia*. It has been stated above[7]) that it was found impossible to base this theory on the appearance of a smaller number of prochromosomes in synapsis; but for some time I thought there was evidence that twelve segments were first formed during the segmentation of the spireme, and that while six of these gave rise to the long chromosomes, the other six broke up to form smaller ones[8]). It is certain that the eighteen small pairs of chromosomes are broken off two or three together from the spireme, but the number which is connected in this way is not always constant. As however they must be supposed

1) Cf. WAGER. 1904.
2) Cf. MIYAKE. 1906. Fig. 122 Pl. V.
3) FARMER & MOORE. 1905.
4) Cf. GRÉGOIRE & WYGAERTS. 1903. p. 7 ff.
5) STRASBURGER. 1900. p. 45 & P. J. 1906. p. 17.
6) MIYAKE. l. c. 1906.
7) See p. 7.
8) P. 13.

gradually to be separating from one another, any constancy in the number found together could not be expected. The facts observed seem to some extent to support the view that the reduced number of chromosomes is primarily less than twenty-four and that the larger number actually observed is due to fragmentation of some of the members of the chromosome series.

VII. Origin of multipolar spindle. It is unnecessary to describe this well known stage at any length here, and it will be sufficient to say that the long chromosomes, which are now loop-shaped and much contracted, are attached to the spindle fibres by the middle of the loop and that in each side of the loop the longitudinal fission is still clearly visible, (Figs. 50. 51. Pl. IX.); it is also distinct in the shorter chromosomes, which are attached to the spindle in various ways.

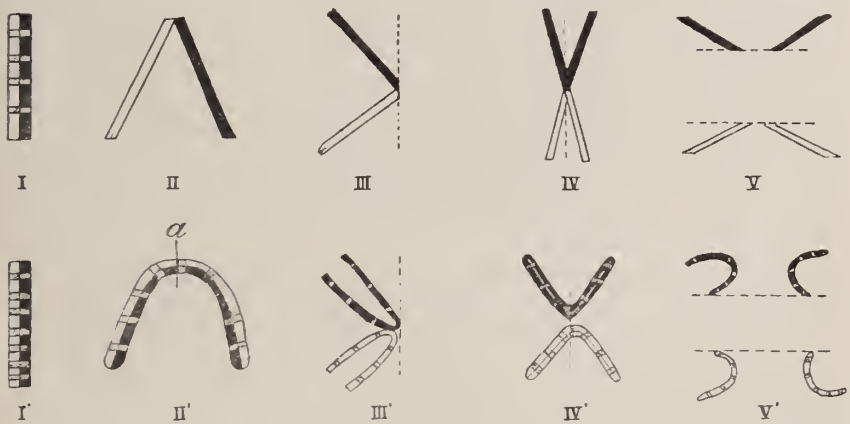
VIII. Metaphases. The large chromosomes are generally found on the periphery of the equatorial plate[1]); it is far easier to study their division in cases where they are seen in face, not side, view. This division takes place along the line of the fission already referred to, which corresponds to the line of fusion in the original double spireme; each loop thus splits longitudinally along its whole length and gives rise to two thinner loops, (Text Fig. III', Fig. 52. Pl. IX.); cases of division across the bend of a loop were never found. Miyake[2]) describes and figures long chromosomes attached by their ends, and states that the looped appearance of each double chromosome is due to the wide divergence of the originally closely approximated halves, which separate as two rods in metaphase, (Text Fig. II, III). But in my preparation these halves clearly showed a longitudinal fission, which it has been shown can be traced throughout all the stages from the double spireme. The separation, which now occurs, takes place along the line of this fission, as shewn in Figs 52 & 53, Pl. IX., and also in Figs 54b, c.; in Fig. 54a. the split is also visible, but separation has not yet occurred. Miyake's figures appear to have been drawn from preparations which did not clearly show a differentiation into chromatin and linin, and this may have tended to obscure the split which I should have expected to see running all round the chromosomes, in such figures as 125 Pl. V. and 133. Pl. V. of his paper, or Strasburger's Fig. 74. Pl. II.[3]). In cases

[1]) Miyake. 1906. p. 108.
[2]) Miyake. 1906. pp. 108. 109 & Figs. 125—133. Pl. V.
[3]) Strasburger. 1900.

however, where this split was seen by him, he interpreted it as a precocious longitudinal split in preparation for the homotype division. Text Fig. A. may be found useful in comparing the conclusions to which I have been forced by my preparations with those arrived at by MIYAKE and STRASBURGER.

The observations of the short chromosomes is more difficult, but they also generally appear to be attached in the middle and to divide in the same manner as the long chromosomes; (Figs. 53. 54c. Pl. IX). They separate more quickly than do the larger ones.

Fig. A.



Figs. 1—V. Diagrammatic representation of Heterotype & Homotype divisions. Stages according to MIYAKE & STRASBURGER.
Figs. 1'—V'. Diagrammatic representation of stages as found in the preparations described in this paper.

IX. Anaphases. As the loop-shaped chromosomes of both sizes move away from each other after division, a second split becomes visible along their whole length, Text Fig. IV'; this is indistinctly shown in Figs. 53. 54b, but is clearly visible as the chromosomes approach the opposite poles; (Fig. 55. Pl. IX.). Here again MIYAKE has interpreted the loop shape as due to the divergence of the two halves of a longitudinally split rod, Text Fig. IV, but a split all round the loop is, I think, clearly demonstrated in my preparations.

It is very natural to be deceived into looking upon such a stage as Fig. 54a as a transverse fission across a double loop (at a in Text Fig. II'), the fission seen in the limbs of the loop being then

interpreted as the split for the homotype; — an error into which my first examination led me, but which was naturally dispelled by such cases as Figs 52 & 53. Pl. IX. It has been said that MIYAKE looked upon this longitudinal fission as a new appearance at this stage, but after the consideration of a complete series of preparations it seemed certain to me that this fission is the same as that seen in the spireme. I was therefore at first compelled to suppose that the separation of the chromosomes along the previous line of fusion took place in the homotype and not in the heterotype division, while the transverse division which appeared to occur in the heterotype was another and quite different reduction division. This is somewhat the interpretation given by CALKINS[1]), STEVENS[2]), ATKINSON[3]), MOTTIER[4]), and it is of course impossible to bring it into line with other results which harmonise more perfectly with our present theories of reduction division. It may be possible that in some of these cases, as in *Funkia*, division of the chromosomes in the heterotype does not consist in the separation of two widely diverging longitudinally split rods, but in the division of the whole loop along a fission following its whole length.

X. Telophases and Reconstruction of daughter-nuclei. Fig. 56. Pl. IX. shows a telophase of the heterotype division, in which the longitudinal split is clearly visible in the chromosomes. This split can still be followed during the reconstruction of the daughter nuclei, (Fig. 57. Pl. IX.) and a paired structure is found even in the stage most nearly approaching a resting stage. (Fig. 59. Pl. IX.) A complete resting stage condition is never reached and no continuous thread appears to be formed[5]) but the nucleus here contains a number of chromatin masses, mostly double, united by threads of linin. Fig. 60. Pl. IX. represents one of the prophases of the next division in which the split is well seen.

c) The homotype division. The homotype division takes place at right angles to the last, and each chromosome, (of which six large and eighteen little pairs are present), is here generally attached to the spindle by one end, and divides longitudinally along the split seen in the anaphases and telophases of the last division,

[1]) CALKINS. 1897.
[2]) STEVENS. 1898.
[3]) ATKINSON. 1899.
[4]) MOTTIER. 1907.
[5]) MIYAKE 1906. p. 112. also GRÉGOIRE and WYGAERTS. 1903.

Text Fig. IV′, V′, Fig. 61. The great length of the chromosomes is very noticeable, also the extreme thinness of the products of division: a differentiation into chromatin and linin is often quite clear.

The chromosomes collect at opposite poles, and unite to form a network in which numerous aggregations of chromatin are still visible. These aggregation are unpaired, as are also the linin threads connecting them. Fig. 63 and 64 represent the nuclei of young pollen grains, illustrating this fact.

d) Behaviour of the nucleoli during the reduction division. In the resting stage and early prophases of the pollen mother cells five or sometimes four nucleoli, all of which stain strongly with haematoxylin, are generally present. All except two usually disappear before synapsis, though a third is occasionally visible for some little time longer. No sign of fusion between the nucleoli was ever seen before synapsis, but they gradually diminish in size and become vacuolated. A number of threads from the nuclear reticulum often converge towards a nucleolus and it is sometimes difficult to distinguish a disappearing nucleolus from a large, single aggregation or knot of the reticulum. There seem to be no reasonable doubt that a darkly staining substance is transferred from these nucleoli to the reticulum, which increases in staining capacity as the nucleoli diminish in size. Two large vacuolated nucleoli are eft in such a stage as is drawn in Figs. 18. 19. Pl. VIII.

Miyake[1]) thinks that the number of the nucleoli is reduced from four or five to two by fusion, but I have failed to find any stages of union except in synapsis, when the two remaining nucleoli undoubtedly fuse. No sickle shaped nucleoli, such as are so often described as occurring during the later stages of synapsis, were present in any of my preparations.

The two large nucleoli are generally far apart during the early stages of synapsis but they approach later and one of them gradually decreases in size. Fusion is for a long time incomplete, the remains of the small nucleolus being found attached to the side of the larger one, like a »nucleolar« bud, all through the spireme stages and during Diakinesis (Figs. 37, 28, 43.).

During the formation of the chromosomes one large round nucleolus only is found, the last remains of a small nucleolus being seen in Fig. 46. Pl. IX. The large one becomes more and more

[1]) Miyake. 1906. p. 92.

vacuolated and is often seen to be connected with one or more pairs of chromosomes[1], [2]). It is still present when the chromosomes are fully formed and does not disappear till just about the time of the origin of the multipolar spindle.

In the reconstruction of the daughter nuclei, a single nucleolus was often seen, and Fig. 60. Pl. IX. represents one of a few cases in which two or three nucleoli were present. In the young pollen grains there are also found two or three nucleoli, (Figs. 63. 64. Pl. IX), but never more than three.

The facts detailed here appear to support the view[2]) that the nucleoli are of value as a food store for the nuclear reticulum and chromosomes. It is probably also of some interest that only two or three nucleoli are present after the reduction division, though this might naturally be expected, since only half the amount of the somatic chromatin has now to be stored in the nucleus.

III. Somatic divisions.

The somatic nuclear divisions have recently been described by Strasburger, so that it would be superfluous for me to give a full description of the process and I propose to only shortly describe one observation which appears to me to be of interest.[3])

The striking nature of the double reticula seen in the very early prophases of reduction division led me to search for comparable phenomena in the prophases and reconstruction of the nuclei in the preceding divisions. Similar appearances were commonly found in all the stages of the archesporial divisions; fully formed chromosomes were often seen lying together in pairs, and the paired nature of the knots, or so-called prochromosomes, which in *Funkia*[4]) greatly exceed the somatic chromosomes in number, was obvious in most cases. These facts were particularly striking in the last archesporial division, though it is impossible to say whether this is due to the greater size of the nuclei under consideration, or whether it has any connection with a closer association of homologous chromatin preparatory to the fusion which will take place in the heterotypic spireme.

In the ordinary somatic nuclei, seen in the cells of the petals, walls of the ovary, walls of the anther etc., a paired structure is

[1]) Cf. Wager. 1904.

[2]) Cf. Miyake. 1906. p. 101.

[3]) Since the above was written, I have made a further examination of the somatic nuclei, the results of which will shortly appear in a note.

[4]) See also Strasburger. III. 1906. pp. 7 & 40.

distinctly visible in the strands of the reticula, and is often also shown by the knots, although the latter are more generally unpaired. Chromosomes of similar size also appear lying together in pairs both in prophase and telophase. The small size of the somatic nuclei makes it difficult to investigate these phenomena, but double threads in the reticula were seen and figured in such a large number of cases, in preparations stained by both methods, that no doubt of their existence can be entertained. (Pl. VIII. Figs. 1, 2, 3.)

The paired structure of the reticulum and the parallel arrangement of pairs of similar chromosomes obviously suggests the close association in somatic nuclei of homologous paternal and maternal chromosomes, and of the part of the reticulum which corresponds to such chromosomes. Pairs of chromosomes lying together in the anaphases of the presynaptic nuclear division have been remarked by CANNON[1]) in Pisum, but his figures are far from conclusive. I examined some slides of a pea root in order to see if anything of the kind were visible in the very small somatic nuclei of this plant; Figs. 5. 6. Pl. VIII. represent nuclei in which a paired structure was obvious in the early prophases[2]). Similar or even more striking appearances were seen in the somatic nuclei of male and female plants of *Hydrocharis morsus-ranae*, of *Lychnis dioica*, and of *Bryonia dioica*.

One of STRASBURGER's figures[3]) suggests a similar double reticulum, and he also commonly figures pairs of equal sized chromosomes lying together in the somatic nuclei in *Funkia* and in *Galtonia*[4]).

IV. Conclusion and Summary.

1) The series of facts observed in the early prophases of the reduction division in both species of *Funkia* agree with those described by MIYAKE, and support his conclusions, and those of STRASBURGER's school, that a preparation for fusion between homologous parts is taking place during these stages. The pairing in the reticulum is seen to appear at a very early stage.

---

[1]) CANNON. 1903. pp. 521—530. Figs. 5—9.

[2]) The slides were kindly lent and the drawings made by Miss M. GARDNER, Girton College.

[3]) STRASBURGER. 1906. Fig. 8. Pl. I.

[4]) STRASBURGER. (III) 1906. p. 19. Figs. 12, 13, 37—40 Pl. I. (IV) 1907. p. 70. Fig. 22.

2) The number of pairs of knots or aggregations in the reticulum far exceeds the number of pairs of chromosomes and it is concluded that in *Funkia* it is inadvisable to call these structures »prochromosomes«.

3) Occasional contact between the pairs of knots is seen in synapsis but no definite and clear cases of fusion were recorded. The number of knots which can be seen in synapsis is often twenty-four, but this is not regularly the case.

4) A double spireme is spun out from the reticulum during synapsis. This stage corresponds to the »split spireme« of FARMER and MOORE and Miss SARGENT, but is due to the paired arrangement of the constituents of the nucleus.

5) This stage gaves rise by fusion, as was suggested by WINIWARTER, SCHREINER, DIXON & ALLEN[1]) and later confirmed by STRASBURGER's school, to a single spireme. This by splitting along the line of fusion, and at the same time by segmentation, gives rise to the double segments which are to form the chromosomes.

6) These segments are generally broken off as straight pieces and bend later to form loops. No definite looped stage of the spireme was observed; it was found impossible to consider any special curved segment of spireme as the original of one of these loop-shaped pairs of chromosomes.

7) The segments gradually contract and the fission in them becomes less clear but, in preparations which show the distinction of chromatin and linin, the paired chromatin masses are clearly seen.

8) The heterotype division takes place along this fission, through the whole length of the loop, thus giving rise to two thinner loops.

9) In each of the daughter loops a second split is soon visible, again running longitudinally along the whole length of the loop. This split can be seen in the reconstructed daughter nuclei and is the split along which the homotype division takes place. Thus in neither case is there a transverse split across the bend of the loop and the whole process recalls strongly Miss SARGENT's[2]) description in *Lilium*, saving for the fact missed by her that the first split is along the line of a previous fusion and that therefore the heterotype division is a true reduction division.

10) The reticulum and knots in the nuclei of the pollen grains are unpaired throughout.

---

[1]) ALLEN. 1904 & 1905.

[2]) E. SARGENT. 1896 & 1897.

11) A double structure is however found in the prophases of the somatic nuclei and the somatic chromosomes are often found lying together in pairs. These facts suggest that the close association of paternal and maternal chromatin, necessary for the pairing of homologous parts in the prophases of the heterotype, is in *Funkia* also in existence throughout the life of the plant. A pair of somatic chromosomes, such as seen in Figs. 4, 7. Pl. VIII., is obviously then the exact counterpart of a bivalent chromosome of the heterotype division, in which however there has recently been intimate connection between the two members, in the fused spireme stage.

12) Of the five nucleoli usually present in the resting stage of the nucleus it is thought that two or three are absorbed into the reticulum before synapsis; the remaining two fuse together during synapsis, and although coming into contact with the spireme and chromosomes, yet persist till the latter are fully mature and do not disappear till the time of the formation of the multipolar spindle. Two to three nucleoli only are found after reduction division, both in the prophases of the homotype and in the pollen grain nucleus.

Botanical Laboratory Cambridge, November 1907.

Bibliography.

Allen, C., (I) Nuclear division in Lilium canadense. Bot. Gaz. XXXVII. 1904. and Ann. of Bot. 1905.

—— (II) Chromosome reduction in Lilium canadense; P. J. 1906. p. 72.

Atkinson, G. F., Studies on reduction in plants. Bot. Gaz. 28. 1899. p. 5.

Calkins, G. N., Chromosome reduction and tetrad formation in Pteridophytes; Bull. Torr. Bot. Club. 24. 1897.

Cannon, W. A., Studies in plant hybrids; Bull. Torr. Bot. Club. vol. 30. 1903.

Farmer & Moore, On the maiotic phase (reduction division) in animals and plants. Q. J. M. S. 1907. p. 489.

Fraser, H. C. I., British Association. Leicester. 1907.

Grégoire & Wygaerts, La réconstitution du noyau et la formation des chromosomes dans les cinèses somatiques; La cellule. T. XXI. 1903. p. 7. etc.

Miyake, K., Über Reduktionsteilung in den Pollenmutterzellen einiger Monokotylen; P. J. 1906. p. 84.

Mottier, D. M., The development of the heterotypic chromosomes in Pollen mother cells. Ann. of Bot. 1907.

Overton, J. B., Reduction division in some Dicotyledons. P. J. 1906. p. 121.

Sargent, E., Formation of sexual nuclei in L. martagon. (I) Oogenesis & (II) Spermatogenesis. Ann. of Bot. 1897. p. 187.

Stevens, W. C., Über Chromosomenteilung bei der Sporenbildung der Farne; Ber. d. d. bot. Ges. 1898.

Strasburger, E., (I) Reduktionsteilung usw. Jena. 1900.

—— (II) Über Reduktionsteilung. 1904. Sitzungsberichte der Königlich preußischen Akademie der Wissenschaften XVIII.

—— (III) Typische und allotypische Kernteilung; P. J. 1906. p. 1.

—— (IV) Die Ontogenie der Zelle seit 1875. Prog. rei. bot. I. 1. 1907.

Wager, H., The nucleolus and nuclear division in the root apex of Phaseolus. Ann. of Bot. 1904. p. 29.

Explanation of Plates VIII & IX.

The figures are drawn with the aid of a camera lucida from preparations examined with a Zeiss oil-immersion lens, and oculars 6 and 8. Except when otherwise mentioned sections were stained in haematoxylin by Heidenhain's method.

Plate VIII.

Fig. 1. Somatic nucleus of *Funkia orata*, from the epidermis of an anther, showing the double structure of the nuclear reticulum in early prophases. (X 1150).

Fig. 2. A similar nucleus from the wall of an anther; (stained Flemming). (X 1150).

Fig. 3. A nucleus from the wall of the ovary, showing a rather later prophase, in which the nuclear reticulum is double, while some of the granular knots are paired and some single. (X 1150).

Fig. 4. A nucleus from a petal, showing pairs of similar sized chromosomes lying together. (Reichert $^1/_{12}$). (X 1500).

Figs. 5 & 6. Cells from root of Pisum, showing paired reticula and aggregations. (X 1350).

Fig. 7. Anaphase of last archesporial nuclear division showing pairs of chromosomes. (X 1150).

Figs. 8 & 9. Reconstruction of nucleus of pollen mother cell, showing very clearly paired reticulum. (X 1150).

Fig. 10. Thicker section of resting stage of same, coutaining granular reticulum with 5 nucleoli. (X 1150).

Fig. 11. Very early prophase of pollen mother nucleus, showing a yet unpaired reticulum with numerous granular knots. (X 1150).

Fig. 12. Early prophase of same, showing beginning of pairing in both reticulum and knots. (X 1150).

Fig. 13. Similar stage to the last but stained Flemming. (X 1150).

Figs. 14 & 15. Similar stage to Fig. 12, here and in Figs. 15 & 16, the differentiation of the stain is such that the appearance is more granular. (X 1150).

Fig. 16. More magnified portion of reticulum from same nucleus as Fig. 15 but drawn at lower focus.

Fig. 17. Similar stage to these, showing two large nucleoli and two small ones; darkly stained. (X 1150).

Figs. 18 & 19. Slightly later stages, showing more definite and clearly paired aggregations in the reticulum, which is alse beginning to show signs of contraction. (X 1150).

Fig. 20. Early synapsis, some of pairs of aggregations show signs of fusing to form a smaller number of pairs. (X 1150).

Fig. 21. Similar stage to the last showing the two large nucleoli common in early synapsis. (X 1150).

Fig. 22. A rare case in which the members of each pair of aggregations are either almost or quite in contact. The reticulum is still double. (X 1150).

Fig. 23. A very thin section of nucleus in mid synapsis, showing a few pairs of aggregations. (X 1150).

Fig. 24. A thicker section of the same, in which two pairs of aggregations are commonly found in close approkimation. (X 1150).

Figs. 25 & 26. (Reichert $^1/_{12}$) These show the formation of a spireme in late synapsis; the chromatin aggregations are being pulled ont to form a thread. At the lower right hand corner of Fig. 26, some ragged bits of linin can be seen projecting from the chromomeres. (X 1350).

Fig. 27. A completely formed double spireme, still in synapsis. (X 1150).

Fig. 28. A very thin section of a nucleus such as shown in Fig. 27; the ragged bits of linin are more clearly seen, and the last stage of the fusion of two nucleoli has been arrived at. (X 1150).

Fig. 29. Double spireme becoming loosened. (X 1150).

Figs. 30 & 31. Double spireme fusing to form a single continuons thread, all stages of fusion are visible in different parts of the nuclei. (X 1150).

Fig. 32. A more uniformly distributed continuous spireme. (X 1150).

Figs. 33 & 34. Very thin sections of uniformly distribnted spireme, single almost throughout: the cut ends seem to be all in the plane of section. (X 1150).

Fig. 35. First appearance of split in spireme, segmentation has already begun. (X 1150).

Fig. 36. Segmentation of spireme, some of which is still single. (X 1150).

Fig. 37. Same stage as last. The two nucleoli have not yet qnite fused.

Plate IX.

Fig. 38. Segmentation of spireme into nnmerous straight pieces, in which the chromomeres but not the linin thread have split. Fine threads are seen uniting the pieces. (X 1150).

Figs. 39 & 40. Later stage in which the double nature of the segment is more clearly visible: about six large segments are present in each nucleus, with several smaller ones. (X 1150).

Figs. 41, 42, 43 & 44. Similar stages, all showing double segments of different lengths. In the shorter ones further fragmentation seems to be going on. At x in Fig. 43, are seen two long pairs which may have arisen from a single loop. (X 1150).

Fig. 45. shows almost fully formed short and long chromosomes; the tetrad appearance of the short ones is very striking. (X 1150).

Figs. 46 & 47. are darkly stained preparations showing the longitudinal split only very indistinctly. At x in Fig. 46, is seen the last remains of a small nucleolus. (X 1150).

Fig. 47b. is obtained from a preparation with an intermediate depth of stain. In all these last figures the thin linin threads connecting the segments are clearly visible. (X 1150).

Figs. 49 & 50. show the origin of the multipolar spindle fibres and the attachment of the chromosomes by the middle. (X 1150).

Fig. 51. shows the gathering together of the chromosomes to form an equatorial plate. Each loop shows clearly its double nature.

Fig. 52. Metaphase. Equatorial plate stage, showing longitudinal fission of loops. (X 1150).

Fig. 53. Anaphase, just after division, the short chromosomes having already separated. (X 1150).

Fig. 54 *a*, *b*, *c*. shows various stages of division of the long chromosomes; *d*, *e* show separation of short chromosomes.

Fig. 55. Telophase of heterotype division; in most of the chromosomes a second longitudinal split is now visible and this is more pronounced in (X 1150).

Fig. 56 where it is seen in almost every chromsome. (X 1150).

Fig. 57. Reconstruction of the daughter nuclei; one nucleolus is present and the double nature of the disappearing chromosomes is still evident. (Reichert $^1/_{12}$). (X 1350).

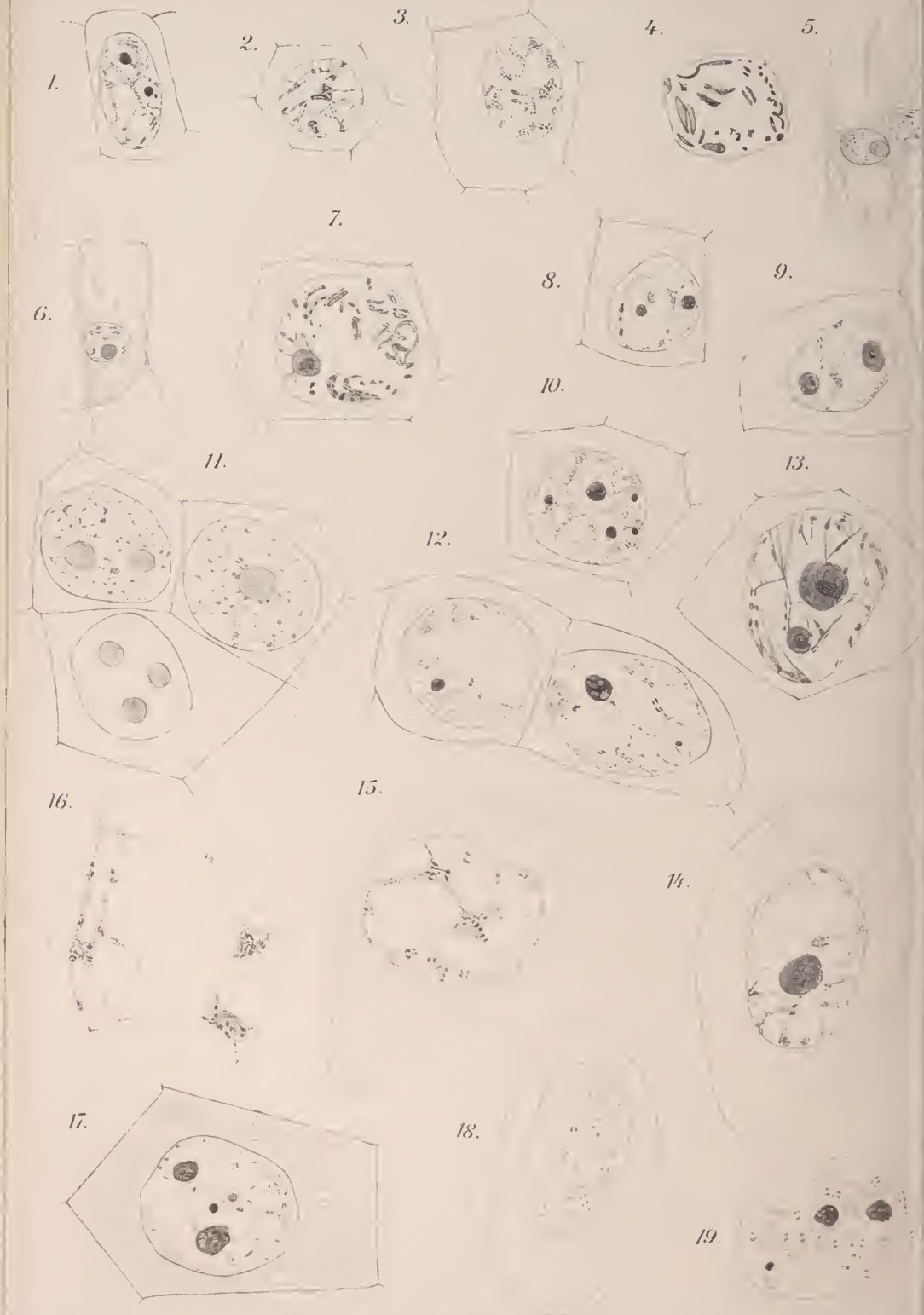
Figs. 58 & 59. Later stages of same, showing double nature of both knots and reticulum. (X 1150).

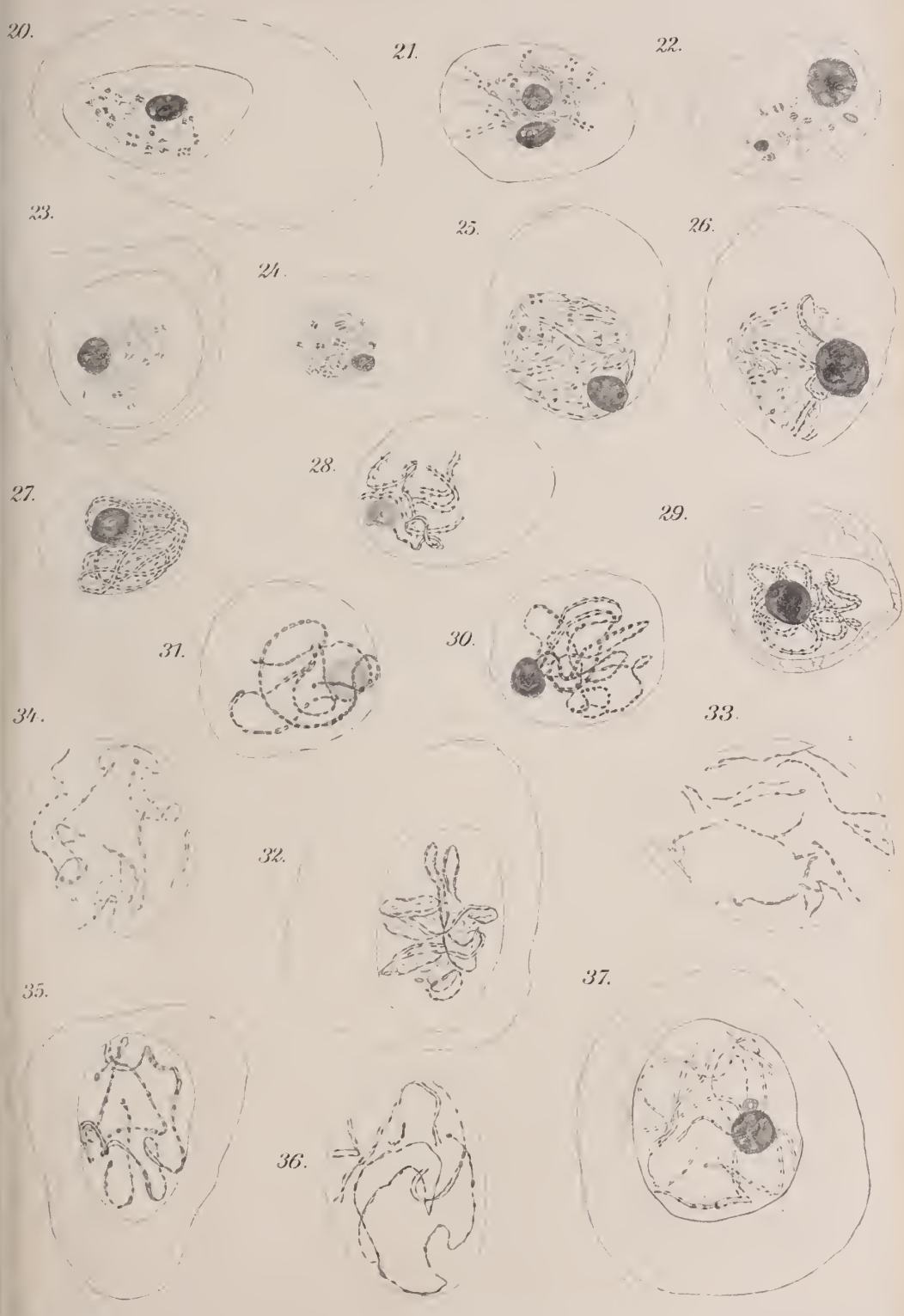
Fig. 60. Prophase of homotype; three nucleoli are present. (X 1150).

Fig. 61. Metaphase of homotype division. The chromosomes are attachet by their ends and have divided longitudinally. (X 1350).

Fig. 62. Telophase of homotype and formations of cell plate. Note the long thin chromosomes. (X 1350).

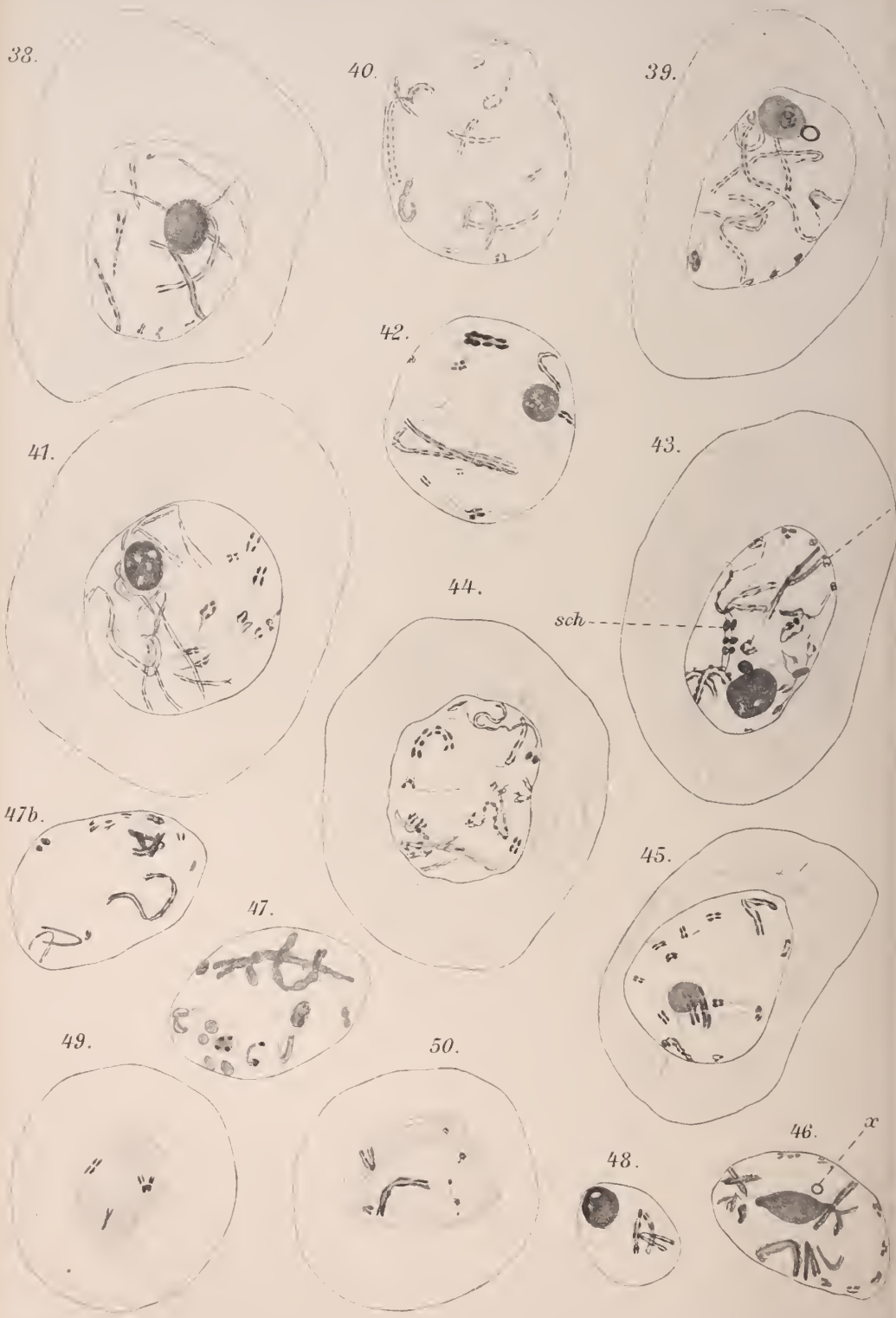
Figs. 63 & 64. Nuclei of young pollen grains with unpaired reticula and 2—3. nucleoli. (X 1150).


1.
2.
3.
4.
5.
6.
7.
8.
9.
10.
11.
12.
13.
14.
15.
16.
17.
18.
19.

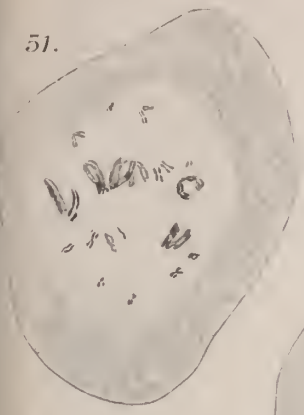


Imann in Leipzig

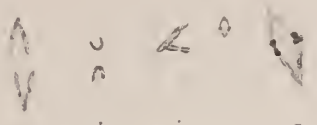
Lith Anst v E. A Funke Leipzig


38.
40.
39.
42.
41.
43.
sch
44.
47b.
45.
47.
49.
50.
46.
x
48.

51.

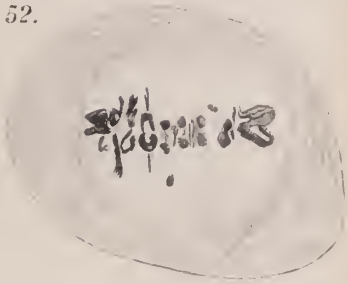


54.

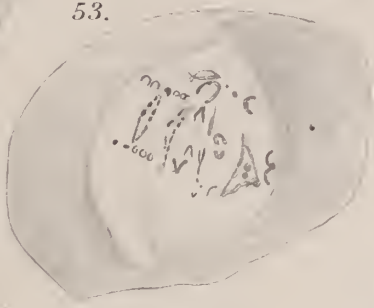


c. d. a. e. b.

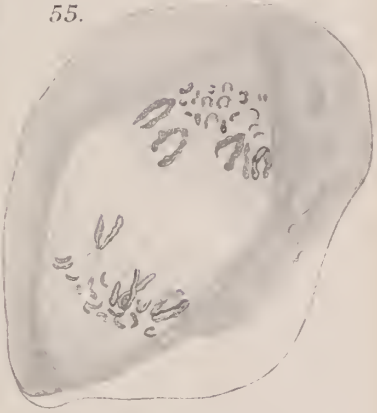
52.



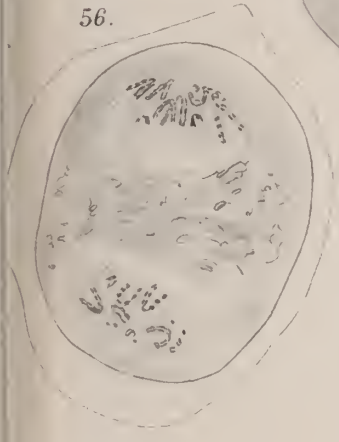
53.



55.



56.

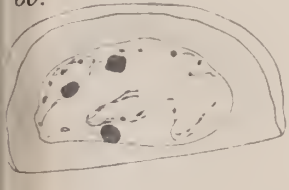


58.

59.

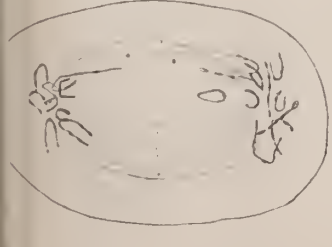
57.

60.



61.

62.



63.

64.

Les divisions des Spermatocytes chez le Rat,

(Mus decumanus Pall., variété albinos),

par

J. Duesberg,

assistant à l'Institut d'Anatomie de l'Université de Liège.

(Avec planche X.)

Introduction.

Bien que le testicule du rat ait déjà fait l'objet de nombreux travaux[1]), parmi lesquels les plus complets sont ceux de von Ebner 12 et 14), de von Lenhossek (30) et de Regaud (54), personne n'a donné jusqu'ici une description intégrale de la spermatogénèse chez cette espèce. Mais il y a plus: les observations faites sur le rat, auxquelles il faut ajouter les notes de Hermann (24, 25), de Lukjanow (31) et de Schreiner (60 et 63) sur la souris, le travail

[1]) Le nombre de ces travaux est en effet considérable. Parmi les anciens, les plus remarquables sont ceux de Renson (57) et surtout de Brown (8). Viennent ensuite des travaux de Benda (1—4). A von Ebner (12) revient l'honneur d'avoir en 1888, reconnu les deux générations de spermatocytes et fixé la topographie des différentes espèces de cellules séminales. Plus récemment, Montané (39), Benda (5), Moore (40, 41) et surtout Lenhossek (29, 30), de nouveau von Ebner (14) et Regaud (45 à 56) ont publié des travaux sur la spermatogénèse du rat.

Tous ces travaux seront pris en considération et leurs résultats discutés au cours de ces observations. Pour un historique complet et particulièrement pour la discussion des anciennes théories [théorie du spermatoblaste de v. Ebner (11)], et les travaux antérieurs à celui de Renson [Schweigger-Seidel 64), Sertoli (65), La Valette St. George (67), Merkel (33, 34), Bloch (6), von Brünn (9), Helmann (23)], je renvoie au travail de cet auteur et à celui de Regaud (54), dont le résumé bibliographique est fort complet.

de Schönfeld (58, 59) sur le taureau, observations toutes incomplètes, et la communication récente de Moore et Walker (43 bis) sur le cobaye, ces observations constituent tout ce que nous savons des divisions des spermatocytes des mammifères. C'est assez dire qu'une telle étude méritait d'être reprise.

Parmi les points les plus intéressants, il s'agissait d'abord de suivre minutieusement les modifications du noyau pendant la période d'accroissement. Cette étude, à l'avancement de laquelle les idées théoriques de Weismann avaient beaucoup contribué, a dans ces dernières années acquis un intérêt puissant et reçu une nouvelle impulsion par l'apparition de la notion du synapsis et de la copulation des chromosomes. On peut dire que sous l'influence des travaux de Moore (42, 43), de Winiwarter (70), de Schreiner (60—63), etc., l'ancien schéma de la réduction au sens de Weismann par l'interposition dans la lignée des cellules sexuelles d'une division transversale des chromosomes, est aujourd'hui presque complètement abandonné. Les divisions des spermatocytes s'accompagnant dans tous les cas bien observés d'une division longitudinale, il a fallu chercher autre chose. Or, la notion de la copulation implique la possibilité d'une réduction au sens de Weismann sans division transversale; elle explique de plus la réduction du nombre des chromosomes. Ce sont surtout les Schreiner qui se sont engagés le plus résolument dans cette voie et leurs travaux présentent pour moi un intérêt d'autant plus grand, qu'ils croient avoir trouvé chez les mammifères pleine confirmation de leurs recherches antérieures. Nous verrons plus loin ce qu'il faut en penser.

Quant aux prophases de la seconde division des spermatocytes, elles n'ont été étudiées que par Moore et Walker (43 b) chez le cobaye. Schönfeld (58) n'a donné dans sa note préliminaire sur la spermatogénèse du taureau qu'un exposé sommaire et insuffisant de la seconde division et tout particulièrement des phénomènes qui la précédent; cet exposé, il ne l'a jamais complété.

Indépendamment de ces deux questions principales qui justifient déjà pleinement de nouvelles recherches sur les cellules séminales des mammifères, il n'était pas sans intérêt de reprendre dans leurs détails les autres questions se rattachant à l'étude des divisions de maturation, telles que la formation des chromosomes, leur disposition dans la plaque équatoriale, leur mode de division et tout particulièrement pendant la seconde mitose de maturation qui a été spécialement négligée. Le but principal de ce travail est l'étude des

divisions des spermatocytes[1]). Je laisserai donc entièrement de côté tout ce qui se rapporte à l'origine des cellules de Sertoli, à leurs rapports de filiation avec les autres cellules séminales, etc., questions que Schönfeld et Regaud ont cru pouvoir trancher par l'étude du testicule adulte, mais qui me paraissent plutôt ressortir de l'étude embryogénique de l'organe. Je ne m'étendrai pas longuement sur la période de multiplication: j'ai cherché surtout à m'orienter dans la nomenclature si variée des auteurs, à fixer le mode de division des spermatogonies et à reconnaître les spermatocytes de premier ordre dès leur apparition. D'autres questions, comme celles du nombre des générations de spermatogonies n'ont pas été envisagées. Enfin, je ne reviendrai pas dans ma description sur l'appareil mitochondrial, dont l'évolution a été décrite dans un travail antérieur (10).

Matériel et Technique.

Les testicules, pris à l'animal fraîchement tué, étaient débarrassés avec précaution de leur tunique albuginée, ce qui, chez le rat, se fait assez facilement. Je pratiquais cette dissection comme le conseille Meves (37), sous un peu de liquide fixateur dilué. L'organe était ensuite plongé dans le réactif, soit entier, soit après avoir été découpé à coups de ciseaux en petits morceaux. Dans le premier cas, je prélevais, après avoir laissé au testicule le temps de se durcir, une couche périphérique peu épaisse, qui seule était replongée dans le liquide fixateur et employée dans la suite.

Les réactifs utilisés furent le sublimé acétique à 5% pendant 24 heures, et les liquides de Flemming et de Hermann pendant une à six semaines; comme colorant, de préférence l'hématoxyline ferrique. Ce sont les préparations aux liquides de Flemming et de Hermann, traitées ensuite par l'hématoxyline ferrique d'après la méthode indiquée par Meves (loc. cit.), qui m'ont donné les plus belles images.

Mais toutes les observations qui ont fourni matière à mes dessins ont été faites sur une série de préparations réellement idéales, traitées par le liquide de Flemming et l'hématoxyline ferrique, appartenant à Monsieur le Professeur Meves, qui a eu l'extrême obligeance de

[1]) J'ai choisi le rat, d'abord précisément parce que le grand nombre de travaux dont cet animal a été l'objet, font qu'il est celui de tous les mammifères dont la spermatogénèse est la mieux connue: ce qui permet une orientation aisée et une détermination exacte de l'âge des différentes cellules séminales; ensuite, à cause de l'excellence du matériel que j'avais à ma disposition (voir pag. 401—402).

les mettre à ma disposition. Je ne saurais trop le remercier d'avoir bien voulu me confier, en dehors même de son laboratoire, le fruit de plusieurs mois de travail: on sait en effet, et j'en ai fait moi même l'expérience, la difficulté qu'il y a à obtenir une série de préparations permettant l'étude des centrioles. Si mes observations présentent quelques lacunes, peu importantes du reste, sur ce point, la faute n'en est bien certainement attribuable qu'à moi.

Enfin, non content de m'avoir prêté ses excellentes préparations, Monsieur le Professeur Meves a poussé l'amabilité jusqu'à m'aider de ses précieux conseils. Qu'il me soit permis de lui exprimer ici toute ma reconnaissance!

Dans de telles préparations (fixation par le liquide de Flemming — ou de Hermann —; coloration par l'hématoxyline ferrique), il y a lieu de distinguer trois zones. D'abord une zone périphérique, celle qui a subi la première le contact du liquide fixateur et sur laquelle l'action de l'acide osmique se fait particulièrement sentir: le protoplasme y apparaît presqu' homogène, l'idiozome est très net. Les centrioles ne sont guère visibles, si ce n'est aux pôles du fuseau. Dans les noyaux au repos, la structure n'est pas conservée; dans les figures de division, la partie achromatique est devenue invisible. Cette zone convient particulièrement bien pour l'étude des chromosomes, qui sont ici mieux conservés qu'en tout autre point de la préparation.

Dans une zone moyenne, le protoplasme présente une structure fibrillo-ponctuée. C'est cette zone qui convient le mieux pour l'étude des centrioles, de la structure nucléaire et de la partie achromatique de la figure de division. Quant aux chromosomes, souvent à une courte distance déjà de la périphérie, ils s'agglutinent en une masse compacte, de telle sorte que toute numération est rendue impossible et qu'une division longitudinale n'est plus reconnaissable.

Les zones plus profondes peuvent, quand la pénétration du liquide s'est faite rapidement, être employées utilement, mais elles conviennent de moins en moins à une étude histologique fine à mesure que l'on s'éloigne de la périphérie.

Division de la spermatogénèse.

On divise habituellement la spermatogénèse en quatre périodes; la période de multiplication, la période d'accroissement, la période de maturation et la spermiogénèse proprement dite.

Ce sont les trois premières périodes, et plus particulièrement la seconde et la troisième qui seront traitées dans ce travail. J'adopterai la même classification tout en faisant remarquer que la limite entre les périodes d'accroissement et de maturation est assez arbitraire: une bonne partie de la période d'accroissement se confond en effet avec les prophases de la première division des spermatocytes. Je placerai cette limite au moment où le spirème est définitivement constitué; à ce moment, le noyau a cessé de s'accroître et la première division est imminente.

I. Partie descriptive.

1. Période de multiplication.

Indépendamment des cellules de Sertoli qui ne nous intéressent pas, la couche profonde de l'épithelium séminal comprend deux catégories de cellules aplaties contre la membrane propre du tube séminifère, à protoplasme peu abondant, dont le noyau fournit des caractères différentiels très nets.

1. Dans une première catégorie de cellules (fig. 1), le noyau qui a la forme d'un ovoïde aplati contre la membrane propre, possède une membrane très nette et fortement colorée. La chromatine est répartie en un ou deux grains volumineux et une multitude de fines granulations. Celles ci ne sont pas irrégulièrement semées dans le noyau, mais y forment des traînées disposées radiairement autour du nucléole. D'autres sont intimement appliquées contre la membrane nucléaire. Le noyau tout entier prend par l'hématoxyline ferrique une teinte d'un bleu noir diffus.

Les dimensions de ces cellules et de leurs noyaux sont assez variables et peuvent devenir considérables. En étudiant ces variations, il semble bien qu'il existe, comme l'avait déjà vu Benda (4) et comme Schönfeld (59) l'a confirmé chez le taureau, des formes de transition entre ces cellules et les cellules de Sertoli.

Ces éléments correspondent aux spore-cells de Brown (8), aux Stammzellen de Benda (4), aux cellules indifférentes de Schönfeld (58, 59), aux spermatogonies à noyau poussiéreux de Regaud (54). Ils ont été pris à tort par Lenhossek (30) pour une forme intermédiaire entre le stade de repos de la forme de cellule que nous allons maintenant décrire et les jeunes spermatocytes de premier ordre.

2. La seconde catégorie de cellules (fig. 2) possède également un noyau de forme ovoïde, et aplati contre la membrane propre mais plus régulier que celui des spermatogonies poussiéreuses. La membrane nucléaire est ici aussi très nette et fortement colorée: mais comme elle est hérissée sur sa face interne de grosses granulations «krustenartig» (Lenhossek), de »croûtelles« (Regaud), qui en augmentent par endroits l'épaisseur, elle donne à un faible grossissement l'impression d'être interrompue entre les croûtelles. Ces formations appliquées contre la membrane nucléaire comprennent la majeure partie de la chromatine et donnent aux noyaux de ces cellules un aspect tout à fait caractéristique. En outre, trois ou quatre masses chromatiques flottent dans le suc nucléaire: elles sont reliées entre elles et aux croûtelles par de très minces filaments de linine, chargés de quelques granulations extrêmement fines. Tous ces éléments chromatiques prennent les matières colorantes avec une intensité remarquable.

Les dimensions de ces cellules augmentent après la mitose: elles n'atteignent jamais celles des grandes cellules du premier type. Il ne m'a pas été possible de retrouver dans le corps cellulaire l'idiozome que Lenhossek chez le rat, Schönfeld chez le taureau, ont figuré avec la plus grande netteté. Même les parties périphériques des préparations, particulièrement favorables pourtant à la mise en évidence de l'idiozome, ne m'ont jamais permis de retrouver celui-ci. J'ai de même cherché vainement les centrioles, que Lenhossek et Schönfeld représentent contenus dans l'idiozome, en dehors des figures de divisions.

Les cellules que je viens de décrire ne sont autres que les spermatogonies de la plupart des auteurs, les Ersatzmutterzellen de Benda, les spermatogonies à noyau croûtelleux de Regaud. Elles comprennent aussi une partie des cellules dénommées par Brown «growing-cells»: je dis une partie seulement, car à côté de ces cellules, se trouvent des spermatocytes de premier ordre leur ressemblant fortement comme nous le verrons tout à l'heure, et que Brown n'a vraisemblablement pas distingués des spermatogonies. Confusion bien excusable du reste, si l'on considère l'époque à laquelle fut écrit son travail.

Quels sont les rapports de filiation entre ces deux espèces de spermatogonies? S'agit il réellement de deux générations distinctes dont la première serait la moins différenciée, ou de deux stades de l'évolution d'une même catégorie de cellules? Mes observations ne me permettent pas de trancher cette question et comme je l'ai dit plus haut, un tel problème sort des limites du cadre que je me suis tracé.

Division des spermatogonies.

Les spermatogonies se multiplient un nombre indéterminé de fois. Les arguments de Regaud en faveur de l'existence de deux karyokinèses seulement ne me paraissent pas absolument convainquants, sans que je veuille cependant nier qu'il en soit ainsi.

Toutes les divisions des spermatogonies sont des divisions indirectes. Je rejette par conséquent formellement l'existence normale d'amitoses au cours de l'évolution des spermatogonies aussi bien que des spermatocytes, amitoses qui ont été décrites par Regaud (53, 54). Mes observations ont pourtant été faites sur des coupes tangentielles et transversales de tubes séminifères au stade 7 de Regaud, stade auquel, d'après cet auteur, ces amitoses se produiraient dans toutes les spermatogonies: elles ont été infructueuses. J'ajoute qu'au point de vue théorique l'existence de ces amitoses est extrêmement improbable.

La karyokinèse est ici absolument typique. Il se forme un filament chromatique que, contrairement à Regaud et Schönfeld (taureau) je crois unique. Ce spirème se segmente transversalement, et il apparaît ensuite une division longitudinale[1]) et non une seconde segmentation transversale comme le décrit Regaud (54, 56). J'avoue avoir peine à comprendre comment ce stade si net a pu échapper à Regaud, qui a pourtant fait de la spermatogénèse du rat son étude de prédilection. Regaud a peut-être raison lorsqu'il fait remarquer, après Wilcox (69), que le mode de division des chromosomes n'a pas la valeur théorique qu'on lui a attribué: mais sa description est inexacte. Le dédoublement des chromosomes primaires se fait par clivage longitudinal et la figure que j'en donne (fig. 3) est absolument démonstrative. C'est du reste là un processus tout à fait général, car on n'a jamais, à ma connaissance, décrit de division transversale en dehors des mitoses de maturation sur lesquelles je reviendrai plus loin.

Dans sa déscription de la division des spermatogonies du taureau. Schönfeld ne donne pas d'indications sur le mode de division des chromosomes primaires: peut-être admettant implicitement la division longitudinale, a-t-il jugé inutile de préciser.

---

[1]) Laquelle pourrait probablement être déjà reconnue par une observation attentive avant l'apparition de la segmentation transversale, comme c'est généralement le cas dans les mitoses somatiques.

Il n'a pas été question dans cet exposé des «Übergangsspermatogonien» de Lenhossek (30). Ces éléments sont en réalité des spermatocytes de premier ordre. Ce terme est donc mal choisi, de même que l'expression de «gonocyte», créée par Regaud, est superflue. Les produits de la dernière division des spermatogonies, quelque ressemblance qu'ils puissent avoir avec les cellules qui leur ont donné naissance, sont des spermatocytes de premier ordre et méritent ce nom pendant toute leur évolution. C'est ce que Regaud lui même avait d'abord admis (54: voir sa note, p. 232). De nouvelles dénominations ne font que compliquer inutilement la nomenclature.

Ce qui a beaucoup étonné Lenhossek et a sans doute contribué à lui faire adopter sa dénomination d'«Übergangsspermatogonien», c'est l'absence prétendue de spermatogonies typiques sous cette couche. En réalité, il existe partout des spermatogonies poussiéreuses contre la membrane propre du tube séminifère, comme Hermann (24) le fait remarquer dans son travail sur le testicule de la souris. De plus, au stade 5 de Lenhossek et déjà avant ce stade, on trouve des spermatogonies à noyau croîtelleux, rares il est vrai, sous la couche des Übergangsspermatogonien La place me manque pour en donner une figure; on pourra se reporter à la figure 5 du travail définitif de Regaud (54). L'hypothèse d'après laquelle les «Übergangsspermatogonien» pourraient donner naissance à des spermatogonies moins différenciées, paraît du reste insoutenable a priori.

2. Période d'accroissement.

La période d'accroissement comprend l'évolution des spermatocytes de premier ordre, depuis leur naissance jusqu'à leur division. Comme je l'ai déjà dit, j'en placerai le terme au stade précédant la formation du spirème, inclusivement.

Les spermatocytes de premier ordre (auxocytes de A. Bolles Lee) sont les produits de la dernière division des spermatogonies. A l'issue de cette division, ils ressemblent encore tellement aux spermatogonies qu'un bon nombre d'auteurs, Lenhossek entre autres, les ont confondus avec celles-ci. Un jeune spermatocyte de premier ordre (fig. 4) est une petite cellule reposant sur la membrane propre du tube séminifère, de forme polyédrique et non pas aplatie comme l'est une spermatogonie. Le protoplasme est peu abondant; je n'ai pu y découvrir ni idiozome, ni centrioles. Le noyau est sphérique et de taille inférieure à celle du noyau de la cellule mère. Ces

caractères fournis par la forme et la taille du noyau et de la cellule permettent déjà de distinguer un spermatocyte de premier ordre d'une spermatogonie.

Dans le noyau, une partie de la chromatine est encore disposée en croûtelles, doublant une membrane nucléaire épaisse et fortement colorée, ou flottant dans le suc nucléaire. Mais ces croûtelles sont maintenant reliées par de nombreux grains de chromatine, reposant sur une délicate charpente de linine. Cette disposition constitue la première ébauche du réseau que nous allons voir se développer dans les stades suivants.

Tel est donc notre point de départ: une petite cellule dont l'aspect général rappelle encore fortement la spermatogonie. Nous allons voir quelles modifications elle va subir pour devenir le grand spermatocyte de 1er ordre que tous les auteurs ont reconnu et figuré. Pour faciliter la description, les différentes parties de la cellule et du noyau seront placées chacune sous une rubrique spéciale.

Noyau. Chromatine et linine. A un stade si rapproché du précédent que cellule et noyau ont à peine augmenté de volume, les masses chromatiques se désagrègent (fig. 5). Leur aspect n'est plus homogène, mais granuleux. Les grains qui les constituent émigrent le long des travées du réseau de linine et recouvrent celui-ci d'un réseau de chromatine qui devient de plus en plus complet (fig. 6). Lorsque par ce processus, les croûtelles se sont entièrement résolues en granulations, celles-ci confluent et par suite les travées de chromatine prennent un aspect homogène (fig. 7).

A ce stade, qui correspond aux «Übergangsspermatogonien» de Lenhossek, il n'existe donc plus dans le noyau de masses chromatiques volumineuses, mais un réseau excessivement fin et serré, dont les travées rectilignes s'entrecroisent à angles droits et donnent ainsi l'impression d'un grillage. C'est ce réseau que Lenhossek a pris à tort pour un filament pelotonné. En même temps, la membrane nucléaire s'est complètement dépouillée de chromatine: bien qu'elle soit très nette, elle est excessivement délicate. Ces caractères, elle les conservera pendant toute la période d'accroissement.

Aux dépens de ce réseau serré formé de travées très fines se développe dans la suite un réseau beaucoup plus lâche à grosses travées. La chromatine afflue de certains filaments vers leurs voisins, ce qui amène d'abord la formation d'épaississements, de nœuds aux points d'intersection (fig. 8). Le nombre des travées de chromatine se réduit ainsi progressivement et finalement, il n'en reste plus que

quelques unes qui ont drainé toute la chromatine du noyau (figures 9 à 12). Ces travées suivent un trajet sensiblement parallèle. Elles sont réunies entre elles par des anastomoses transversales de linine, plus ou moins chargées encore de grains de chromatine.

Lorsque ces travées ont acquis un certain développement, elles se présentent sous l'aspect suivant. Elles peuvent se décomposer en une série d'éléments polyédriques juxtaposés ou réunis par des parties plus étroites et plus régulières. Leurs bords ne sont donc pas lisses, mais irréguliers et le plus souvent fortement découpés en zig-zag; les parties saillantes portent les anastomoses transversales de linine ci-dessus décrites. A un examen plus attentif, il n'est pas difficile de voir que ces éléments ne sont pas homogènes, mais constitués d'un nombre variable de grains de chromatine assez volumineux (figures 11 et 12).

En réalité, c'est la disposition irrégulière de ces grains, qui parfois s'alignent en deux séries parallèles, le plus souvent forment des amas de volume variable, qui donne aux travées leur aspect déchiqueté. Ces grains reposent sur une charpente de linine, laquelle a conservé la disposition primitive en réseau, ainsi qu'en témoignent les anastomoses latérales. Faut-il les supposer de plus enrobés dans une substance plastique spéciale telle que le chromoplaste d'Eisen (15, 16)? Il ne me paraît nullement nécessaire d'admettre l'existence de cette substance, les grains étant suffisamment plastiques, comme le montre leur évolution, pour s'agglutiner, et la linine assez abondante pour leur constituer un support. Sont-ils d'autre part assimilables aux chromioles d'Eisen (loc. cit.), leurs groupements aux chromomères de cet auteur? Il est possible que ce qu'Eisen a vu chez Batrochoseps rappelle la disposition que nous venons de trouver chez le rat. Celle-ci est en tous cas beaucoup moins régulière et le nombre des grains varie certainement dans nos chromomères. De plus, il me paraît difficile d'attribuer à ces grains la valeur d'unités chromatiques qu'Eisen attribue à ses chromioles: ces grains volumineux résultent évidemment de la confluence des granulations plus petites des stades précédents, qui maintenant ne sont plus reconnaissables. Enfin, comme nous le verrons plus tard, cette structure granuleuse s'atténue peu à peu et a complètement disparu dans les chromosomes.

Dans la suite, le volume du noyau, déjà notablement augmenté, s'accroit encore considérablement. Cet accroissement a pour cause principale l'augmentation de la quantité de suc nucléaire; en tous

cas, la quantité de chromatine n'augmente pas proportionellement. Il en résulte que les travées distendues s'étirent, s'amincissent et deviennent plus régulières (fig. 13). Parfois, elles se scindent d'abord en îlots, réunis par des filaments de linine plus en moins chargés de grains de chromatine, îlots qui confluent bientôt et forment une nouvelle travée. Dans celles-ci, les grains de chromatine sont toujours irrégulièrement disposés, le plus souvent en deux séries, soit alternantes, soit exactement juxtaposées. Le volume maximum du noyau est alors à peu près atteint: de sphérique qu'il était, il devient en même temps ovoïde (fig. 13).

A ce moment, la chromatine est donc disposée en bandes beaucoup plus grêles qu'aux stades précédents. De ces bandes, celles qui courent perpendiculairement au grand axe du noyau reçoivent la chromatine qui charge les anastomoses latérales de linine. Elles ne s'épaississent pourtant pas, car en même temps, les grains de chromatine se tassent et cessent d'être reconnaissables, et les travées prennent ainsi un aspect homogène (fig. 14). Toute la chromatine finit par se disposer en un filament continu: c'est le spirème dont la description ne rentre pas dans la période d'accroissement.

Nucléole. Outre la chromatine et la linine, le noyau renferme encore deux autres éléments intéressants. D'abord un corps arrondi, homogène, prenant par l'hématoxyline ferrique une teinte mate qui est probablement en rapport avec sa structure très dense et se décolorant très difficilement pour la même raison: c'est le nucléole. Lenhossek à la suite de ses essais de doubles colorations, lui attribue les réactions colorantes que l'on considère comme caractéristiques de la substance nucléolaire vraie. Le nucléole apparaît dans les jeunes spermatocytes de 1er ordre, dès le stade représenté figure 9, pour disparaître, comme nous le verrons plus tard, au moment de la mitose. Parfois bilobé ou double (figure 13), il siège de préférence au voisinage de la périphérie du noyau et du corps intranucléaire dont nous allons nous occuper maintenant.

Corps intranucléaire. Le corps intranucléaire, décrit minutieusement pour la première fois et ainsi dénommé par Lenhossek, est un élément en forme de disque très aplati. Il siège souvent au voisinage du nucléole et toujours à la périphérie du noyau, dans un espace parfois considérable que lui ménagent les travées chromatiques. Sa structure est complexe: il comprend une substance médullaire se colorant faiblement, dans laquelle sont enrobées des granulations plus foncées; et une couche corticale, fortement colorée, qui n'est pas

homogène, mais formée de grains alignés. On ne peut s'empêcher de comparer cette structure à celle de l'élément décrit par Eisen (16) chez Batrachoseps sous le nom de chromoplaste: il se distingue essentiellement de celui-ci en ce qu'il ne présente aucune connexion avec la charpente du noyau, mais paraît flotter librement dans le suc nucléaire.

Sur la nature, l'origine et le sort de ce corps énigmatique, je n'en sais pas plus long que Lenhossek. Tout ce que je puis ajouter aux observations de cet auteur, c'est que le corps intranucléaire apparaît plus tôt et disparaît plus tard que ne le pense Lenhossek. Il surgit dans les spermatocytes de premier ordre dès le stade représenté figure 10, (dans la cellule qui a été dessinée pour illustrer ce stade, il n'était pas visible). Il disparaît, comme nous le verrons plus tard et comme le montrent les figures, juste avant la disparition de la membrane nucléaire: et cette disparition est aussi soudaine que son apparition.

Forme de la cellule et structure du protoplasme. Quelques mots suffisent pour décrire les changements de forme de la cellule: celle-ci a d'abord la forme d'un polyèdre régulier, puis en augmentant de volume s'allonge vers la lumière du tube séminifère. C'est ce que montrent clairement les figures 11 à 14.

Quant au protoplasme, comme tous les stades dessinés sont pris dans la zone moyenne ou dans les zones plus profondes des préparations, il revêt un aspect finement fibrillaire et granuleux. De plus, il n'est pas rare d'y trouver un ou plusieurs grains, colorés par l'hématoxyline ferrique; mais pour des raisons que j'exposerai plus loin, je crois, avec von Ebner et contrairement à l'opinion de Lenhossek, que ces éléments n'ont rien à voir avec le corps chromatoïde de Herman. Celui-ci apparaît pour la première fois dans les spermatocytes de second ordre: il n'existe donc pas dans les éléments que nous étudions maintenant et sa description trouvera place plus loin.

Idiozome. De même qu'il ne m'a pas été possible de trouver l'idiozome dans les spermatogonies, je n'ai pu le découvrir dans les jeunes spermatocytes de premier ordre. Il m'est apparu pour la première fois dans des cellules du type des «Übergangsspermatogonien» de Lenhossek, comme une condensation du cytoplasme en forme de croissant (fig. 7). Encore n'est-il visible à ce stade que dans les parties toutes périphériques des préparations, qui conviennent particulièrement à la mise en évidence de cet élément.

L'idiozome s'accroit rapidement et atteint son développement maximum avant la fin de la période d'accroissement. Il revêt alors la forme d'une sphère plus ou moins régulière, située au voisinage immédiat du noyau. La position de l'idiozome dans les spermatocytes polyédriques paraît indéterminée; dans les spermatocytes de forme allongée, il occupe presque constamment (75 fois sur 93 d'après Lenhossek) la partie de la cellule la plus proche de la lumière du tube.

L'aspect de l'idiozome varie avec les réactifs employés. Dans les préparations fixées au liquide de Flemming — ou au liquide de Hermann — colorées à l'hématoxyline ferrique et suffisamment différenciées pour permettre l'étude des centrioles, l'idiozome est entièrement décoloré et apparaît dans la cellule comme un corps d'un jaune brunâtre (teinte qui est due uniquement au fixateur) et complètement homogène. Si la différenciation a été poussée moins loin, l'idiozome reste coloré et présente alors deux couches: une couche médullaire plus pâle et une couche corticale plus foncée. Celle-ci n'est pas continue, mais formée de grains ou de petits bâtonnets alignés. Dans les objets fixés par le sublimé acétique et colorés par l'hématoxyline ferrique, on trouve un aspect analogue. J'ai déjà décrit cette structure dans un travail antérieur (10), à propos de matériel traité par la méthode de Benda: la couche corticale me paraissait pourtant alors continue, ce qui tient peut être à l'intensité de la coloration donnée par le crystall-violet. Quelle que soit du reste la méthode employée, l'idiozome est toujours très nettement limité vis-à-vis du protoplasme ambiant. Jamais on n'observe chez le rat des irradiations protoplasmiques, telles que Schönfeld les a décrites chez le taureau.

Centrioles. Dès le moment où ils sont visibles (fig. 8), les centrioles sont au nombre de deux et contenus dans l'idiozome. Exceptionnellement, on peut trouver trois ou même quatre centrioles vers la fin de la période d'accroissement.

J'ai pensé d'abord qu'il s'agissait peut être d'une division précoce de ces éléments. Mais Monsieur le Professeur Meves m'a suggéré qu'il s'agit sans doute de cellules anormales, qui auraient vraisemblablement donné des mitoses multipolaires, telles que Broman les a décrites chez Bombinator igneus (7).

Les centrioles sont d'abord placés au centre de l'idiozome. Vers la fin de la période d'accroissement, ils cheminent lentement vers la périphérie: cette migration prépare leur sortie de l'idiozome qu'ils quitteront un peu avant la division.

Bibliographie.

La partie bibliographique de ce travail n'a pas la prétention d'embrasser les innombrables publications parues sur la spermatogénèse: elle se bornera aux travaux concernant les mammifères et tout spécialement le rat, pour ne s'étendre qu'exceptionnellement aux autres groupes.

On ne trouve dans les nombreux travaux traitant de la spermatogénèse du rat que très peu de détails sur les modifications du noyau pendant la période d'accroissement. Parmi les auteurs anciens, Renson (57) ne dit que peu de chose des spermatocytes. C'est Brown (8) qui parait avoir le premier distingué dans la couche profonde de l'épithélium, outre les cellules de soutien, deux catégories d'éléments: les uns constituant la souche de tout l'épithélium (spore cells), les autres destinées à se transformer en nos spermatocytes après avoir subi un accroissement considérable (growing cells). Brown reconnaît donc ici l'existence d'une longue période d'accroissement, et son travail, comme les dessins qui l'accompagnent sont, pour l'époque, tout à fait remarquables. Quant aux modifications plus délicates, l'insuffisance des moyens techniques employés n'en permettait pas l'étude approfondie. De plus, l'attention des auteurs n'était pas attirée alors comme elle l'est maintenant sur les moindres détails de l'évolution des cellules séminales.

Les travaux de Benda (4) et de von Ebner (12 et 13) traitent plutôt des modifications de l'épithélium séminal dans son ensemble, que de l'évolution de chaque élément en particulier. Benda se range à l'opinion de Brown: les spore cells correspondent à ses Stammzellen, les growing cells, tout au moins les stades jeunes de celles-ci, à ses Ersatzmutterzellen. Les grands spermatocytes sont dénommés Mutterzellen. Quand au travail de von Ebner, qui marque une époque dans l'histoire de nos connaissances de la spermatogénèse des mammifères, il en sera question plus loin.

Moore (40 et 41) donne quelques bonnes figures de spermatocytes de premier ordre déjà très avancés, mais ne dit rien des premiers stades.

Nous arrivons maintenant au travail de Lenhossek (30) qui est le plus complet sur la spermatogénèse du rat: il s'en faut pourtant de beaucoup que cet auteur nous donne une bonne description de la période d'accroissement. J'ai déjà critiqué plus haut la dénomination d'«Übergangsspermatogonien» donnée par Lenhossek à des

cellules qui correspondent à mon quatrième stade de la période d'accroissement (fig. 7). Quant aux stades plus jeunes, ils ont été totalement méconnus: pour cet auteur, la transition entre les «Übergangsspermatogonien» et les spermatogonies est la «spore-cell» de Brown, la spermatogonie à noyau poussiéreux de Regaud. Cette interprétation est complètement erronée.

Ma description a démontré que la chromatine, dans les «Übergangsspermatogonien» n'est pas disposée en un filament contourné, comme le pense Lenhossek, mais en un réseau. C'est ce que, par une singulière contradiction, l'auteur paraîtrait avoir reconnu quand il dit du même stade: «der Kernraum erscheint wie von einem Gitter mit ungleichmäßigen Maschen durchzogen». Dans les stades ultérieurs («kleine» et «mittlere Spermatocyten«) ce filament s'épaissirait graduellement pour former en dernière analyse le spirème. Mes observations montrent qu'à aucun moment de la période d'accroissement, si ce n'est tout à la fin de celle-ci («große Spermatocyten» de Lenhossek) la chromatine n'est disposée en un filament continu et pelotonné, mais qu'elle forme un réseau de moins en moins serré. Aussi ce que Lenhossek représente comme le spirème définitif correspond en réalité à ma figure 12 ou 13: la preuve en est qu'à ce moment il décrit le spermatocyte de premier ordre comme possédant un noyau sphérique ou très légèrement allongé, alors qu'au stade spirème définitif le noyau est, comme nous le verrons plus tard, franchement ovoïde (cf. la figure 8 de Lenhossek et mes figures 14 et 15).

Dans son travail de 1899, von Ebner (14) s'est borné à l'étude des divisions des spermatocytes. Quant à celui de Regaud (54), il s'arrête aux spermatogonies et les parties suivantes n'ont, que je sache, pas encore paru. Il semble pourtant résulter de la courte description qu'il donne de la période d'accroissement en décrivant les stades de la spermatogénèse, que cet auteur admette aussi la présence d'un filament chromatique pelotonné dans les spermatocytes jeunes. Il a par contre très bien reconnu les premiers stades de la période d'accroissement et il est le seul auteur qui n'ait pas confondu les jeunes spermatocytes de 1er ordre avec les spermatogonies.

Chez la souris, Hermann (24) a donné de bonnes figures des tous premiers stades de la période d'accroissement (cf. ses figures 27, 28 — répondant aux «Übergangsspermatogonien» de Lenhossek — et 29, qui correspondent respectivement à mes figures 6, 7 et 8), mais il appelle à tort ces cellules des spermatogonies.

Schönfeld (58—59) a donné une longue description de la période d'accroissement chez le taureau, qui ne concorde en rien avec ce qui se passe chez le rat; ces différences sont mêmes tellement considérables qu'il est impossible de comparer les deux processus. Je me bornerai à faire remarquer qu'il n'existe à aucun moment chez le rat de synapsis ou d'attraction de la masse de chromatine par l'appareil diplocentrique de la cellule, et je me demande sur quoi Schönfeld se base pour écrire que «chez le rat, la disposition en synapsis, tout en existant réellement, est cachée».

J'avoue du reste avoir mal compris la description de Schönfeld, notamment en ce qui concerne la formation des granules quadrijumeaux libres[1]). La sériation de ses figures m'inspire de plus quelque défiance: il est extraordinaire en effet, qu'au cours de la période d'accroissement, les noyaux ne subissent pas une augmentation de volume lente et progressive. Ce n'est pas le cas dans les dessins de Schönfeld, où le contraire se produit: le noyau représenté fig. 20*a*, par exemple, l'emporte de beaucoup par la taille sur le noyau des stades suivants et tout particulièrement sur celui de la fig. 21. Or, tous les dessins de l'auteur ont été faits au même grossissement.

Quant à la bonne conservation du matériel de Schönfeld, elle ne me paraît pas non plus à l'abri de tout reproche. De nombreuses figures, et notamment les fig. 17 à 30, me paraissent montrer les traces indéniables d'une rétraction due aux réactifs. Je reviendrai sur ce point d'une manière plus générale dans la partie théorique de ce travail.

A. et K. E. Schreiner (60, 63) décrivent chez la souris et l'homme une copulation parallèle de filaments chromatiques et croient «daß . . . die bivalenten Schlingen, aus denen durch Längsspaltung die heterotypischen Chromosomen der ersten Reifungsteilung hervorgehen, durch parallele Konjugation zweier dünnen Fäden gebildet werden» (63, page 462). Comme la description de ces auteurs se borne à cette exposition de leurs résultats, sans figures, elle ne peut faire l'objet d'une critique détaillée.

Janssens (27, page 389) écrit: «Un de nos élèves, M. van Mollé trouve en ce moment des accolements démonstratifs dans les testicules de mammifères.» Il s'agit vraisemblablement dans cette note du travail de van Mollé (68) paru dans le volume suivant de «La Cel-

[1]) Faisons remarquer en passant, qu'il n'existe rien de semblable chez le rat.

lule»: «La Spermiogénèse dans l'écureuil». Mais il n'est pas question dans ce travail des divisions des spermatocytes, à l'exception de quelques figures, sans commentaires, qui ne montrent du reste nullement «des accolements démonstratifs».

Moore et Walker (43 b.) décrivent la période d'accroissement chez le cobaye de la façon suivante. Les spermatocytes de premier ordre peu avant la division (et faisons remarquer à ce propos que les premières phases de la période d'accroissement sont passées sous silence) possèdent un mince filament chromatique pelotonné sur le trajet duquel on trouve huit masses chromatiques volumineuses (chromatic centres de Moore et Walker) formées d'un nombre variable d'éléments de même calibre. Bientôt ce fin spirème se contracte en un synapsis typique vers les «chromatin centres» qui se sont rassemblés en un point du noyau correspondant à l'idiozome et aux centrioles. Plus tard, le spirème s'épaissit et du peloton émergent un nombre de branches égal à la moitié du nombre de chromosomes somatiques. Ces boucles sont groupées deux par deux sur chaque «chromatic centre».

Ces faits sont en contradiction avec ce qui se passe chez le rat. Il n'existe dans cette espèce rien de semblable aux «chromatic centres» de Moore et Walker, auxquels les «croûtelles» du début de la période d'accroissement ne peuvent évidemment être comparées. Quant à la rétraction de la masse chromatique, je ne puis que répéter ce que j'ai dit à propos du travail de Schönfeld et renvoyer à la partie théorique.

Pour la bibliographie de la période d'accroissement dans les autres groupes, particulièrement en ce qui concerne le synapsis et la copulation parallèle des chromosomes, on consultera les exposés très complets de Grégoire (19) et de Meves (37).

Corps intranucléaire. La première description de cet élément est due à Lenhossek et elle est très complète. Le corps intranucléaire a ensuite été retrouvé par tous les auteurs qui ont étudié le testicule du rat: Regaud (54) pourtant paraît l'avoir confondu avec le nucléole.

Sur la question de savoir si le corps intranucléaire se retrouve chez d'autres mammifères, nous n'avons guère de données: Lenhossek l'a cherché vainement chez le chat, mais Schönfeld (58) l'aurait vu chez le taureau. Il n'en donne cependant pas de figures nettes.

Idiozome. L'idiozome a vraisemblablement été vu pour la première fois chez le rat par Renson (57), qui le désigne sous le nom de «corpuscule accessoire». Il a été ensuite reconnu par Brown (8), qui le mettait en évidence par la méthode au chlorure d'or, et a pu le premier, comme nous le verrons plus loin, suivre son évolution pendant la mitose.

Benda (5), Moore (40, 41), Niessing (44) et Lenhossek (30) l'ont ensuite décrit sous des noms différents. C'est l'archiplasma de Benda, la sphère des autres auteurs. La description qu'en donne Niessing dans les spermatocytes (Mutterzellen) du rat diffère sensiblement de celle que j'ai donnée. Jamais je n'ai vu d'irradiations à l'intérieur de l'idiozome et les centrioles qu'il loge sont toujours au nombre de deux au moins: Niessing n'en figure qu'un seul. Mes observations concordent au contraire avec la description de Lenhossek.

L'idiozome existe sans aucun doute chez tous les mammifères et a été vu par Hermann (24) chez la souris, par Lenhossek (30) chez le chat et le hérisson, par Schönfeld chez le taureau, par Meves (36) et Moore et Walker (43 b.) chez le cobaye, par van Mollé (68) chez l'écureuil. Chez le taureau, Schönfeld représente des irradiations protoplasmiques autour de l'idiozome: Chez le cobaye, Meves (36), puis Moore et Walker ont décrit dans l'idiozome de petites granulations qui plus tard s'entourent d'une vésicule. Moore (44) avait déjà figuré une disposition analogue dans les spermatides du rat: elle manque en tous cas dans les spermatocytes de cette espèce.

Centrioles. C'est Benda (5) qui a le premier reconnu les centrioles dans son archiplasma. Ils ont été retrouvés ensuite par Moore (41) et Lenhossek (30). Schönfeld (58, 59) les décrit également chez le taureau, Meves et Moore et Walker chez le cobaye.

Une augmentation du nombre des centrioles a été vue par Niessing dans cette dernière espèce. Lenhossek chez le rat déclare n'en avoir jamais rencontré que deux: ce n'est qu'exceptionnellement du reste que ce nombre peut aller jusque 3 ou même 4.

3. Période de maturation.

a) Première division.

Noyau. Chromatine et linine. Nous avons laissé les spermatocytes de premier ordre au moment où toute la chromatine s'est

réunie en un filament unique pelotonné: celui-ci ne tarde pas à s'épaissir en se raccourcissant légèrement. Le spirème définitivement constitué se présente comme un peloton très lâche, décrivant tout au plus trois ou quatre tours de spire et placé à la périphérie du noyau, immédiatement sous la membrane nucléaire. L'enroulement se fait d'une façon constante perpendiculairement ou à peu près, au grand axe du noyau. La structure du filament n'est plus granuleuse, sans être tout à fait homogène. Ses bords ne sont pas lisses, mais légèrement découpés: sur les crêtes se greffent encore quelques pâles filaments de linine, derniers vestiges du réseau complet qui existait au début de la période d'accroissement.

Ce stade est de très courte durée. Bientôt en effet, le spirème présente les premières traces d'une division longitudinale (fig. 15). Celle-ci ne se fait pas simultanément dans toute l'étendue du filament chromatique. De plus, elle reste interrompue aux points qui correspondent à la future segmentation transversale, à la limite par conséquent des futurs chromosomes. Il en résulte l'apparition dans le noyau de ces figures en forme de huit de chiffre très aplati

que Moore (41) a le premier représentées et qui correspondent à deux chromosomes primaires encore réunis bout à bout. A en croire la plus grande fréquence d'images semblables, cette disposition persiste plus longtemps que la précédente (fig. 16).

Assez brusquement et presque simultanément se produit dans tout le spirème dédoublé la segmentation transversale. Il apparaît ainsi dans le noyau et à la périphérie de celui-ci comme le spirème dont ils proviennent, des chromosomes primaires en forme de boucles (ou moitié de huit: fig. 17). Cette forme est la plus fréquente. Mais il arrive parfois que la division longitudinale se complète dès maintenant à l'une des extrémités: d'où l'apparition de boucles ouvertes, pouvant affecter suivant le degré d'ouverture de la boucle, les formes les plus diverses (fig. 17, vers le milieu du noyau).

Jusqu'à ce stade, la membrane nucléaire a persisté avec les caractères qu'elle avait dès le début de la période d'accroissement (fig. 17): elle est nette, mais excessivement mince. Brusquement, elle disparaît. Les chromosomes, placés dans un espace plus clair qui correspond au suc nucléaire non encore mélangé avec le cytoplasme, se groupent en une sorte de fer-à-cheval ou de demicercle, dont l'ouverture est occupée par l'idiozome (fig. 18). Leur forme est à ce stade presque constamment celle représentée figure 18, sauf le cas

exceptionnel où la division longitudinale s'est déjà étendue jusqu'à une extrémité. Cette forme résulte d'une confluence plus large des deux moitiés à l'un des bouts, tandis qu'à l'autre s'accentue leur séparation.

De telles figures, montrant aussi nettement les rapports des produits de la division longitudinale ne se trouvent qu'à la périphérie des préparations. Déjà à très peu de distance de celle-ci, les moitiés des chromosomes s'accolent et se confondent en une masse unique. Par contre, les centrioles ne sont pas visibles à la périphérie, tandis qu'ils sont bien colorés dans la zone moyenne. C'est à cette zone moyenne qu'est empruntée la figure 19, qui montre les centrioles et en même temps l'ordonnance des chromosomes sur le fuseau. Ces chromosomes ne sont donc pas en réalité des éléments compacts, comme on pourrait le croire d'après cette figure, mais présentent une fente longitudinale, comme Lenhossek (30) l'a représenté dans sa figure 11.

Fig. 1.

La disposition des chromosomes autour du fuseau est d'abord très irrégulière. Puis, quand celui-ci est complètement formé, ils se groupent en une plaque équatoriale (fig. 20). Entre temps la séparation de leurs moitiés s'est effectuée à l'une des extrémités. Cette extrémité s'amincit fortement aux dépens de l'autre bout, où l'accolement persiste et qui se renfle fortement. Il en résulte des éléments très caractéristiques en forme de V, puis d'accolade (voir les figures schématiques dans le texte), dont les branches très déliées et s'effilant vers le bout, s'appliquent sur le filament achromatique, tandis que le nœud de l'accolade, fortement renflé, est placé dans le plan de division et fait une saillie très marquée à l'équateur du fuseau.

Dans la suite, les branches de l'accolade s'épaississent aux dépens du nœud qui fond peu à peu, en même temps que le décollement des deux moitiés se complète. Les chromosomes filles se séparent alors et gagnent les pôles opposés du fuseau. Il n'est pas rare d'en trouver qui, attardés, s'étirent le long d'un filament achromatique, confirmant ainsi l'idée de Meves (35), que cette substance des chromosomes est une substance très plastique. Au stade dyaster, les différents segments chromatiques sont encore reconnaissables:

jamais je n'ai pu observer de division longitudinale anaphasique de ces segments (fig. 21).

Bientôt les chromosomes confluent et forment une masse à contours irréguliers, que l'action agglutinante des réactifs fait paraître homogène. Pendant ce temps, la séparation des cellules filles s'achève. Il apparaît alors autour de la masse de chromatine une vacuole claire, ayant la forme d'un ovoïde allongé et délimitée par une mince membrane: C'est la première ébauche du suc et de la membrane nucléaires (fig. 22) En réalité la vacuole n'entoure pas complètement la masse chromatique, mais lui forme de chaque côté une calotte en forme de croissant et la membrane nucléaire se confond aux deux bouts de l'ovoïde avec la masse chromatique. Un peu plus tard, les bords irréguliers de cette masse se hérissent de filaments qui s'étendent peu à peu jusqu'à la membrane nucléaire. Le noyau prend au même temps une forme sphérique et subit des mouvements télokinétiques sur lesquels je reviendrai plus loin à propos du centriole. La chromatine se désagrège peu à peu et se répand sur un nouveau réseau de linine (figures 23 et 24). Ainsi le noyau repasse insensiblement au stade réticulé caractéristique de l'état de repos.

Le noyau quiescent du spermatocyte de second ordre présente un aspect si spécial (fig. 25), qu'il suffit à caractériser cette génération cellulaire. La membrane nucléaire est épaisse. La chromatine n'est pas répartie régulièrement sur un réseau de linine assez lâche: parcimonieusement répandue sur les travées, elle s'accumule aux points d'intersection pour y former de gros nœuds à l'aspect homogène. Cette disposition qu'un coup d'œil jeté sur la figure fait plus facilement comprendre que la description la plus minutieuse, est, je le répète, caractéristique du spermatocyte de second ordre: elle a été reconnue et figurée pour la première fois par von Ebner (12) dans son mémorable travail de 1888, d'où le nom de cellules de von Ebner que l'on donne encore à cette génération. La présence d'une membrane beaucoup plus épaisse que dans les spermatocytes de premier ordre, l'absence du nucléole et du corps intranucléaire, qui comme nous le verrons tout à l'heure, ont disparu, complètent ce signalement du noyau des spermatocytes de second ordre.

Il n'est pas inutile d'insister spécialement sur ce stade de repos parfait du noyau pendant l'interkinèse, parce que récemment Grégoire (19) a voulu tirer de son absence fréquente ou même habituelle la preuve de la persistance des chromosomes filles de la première division dans les spermatocytes de second ordre. Il est clair qu'ici

les chromosomes sont entièrement disloqués et qu'il n'y en a plus trace dans le noyau. Si donc les chromosomes filles de la première division doivent réapparaître dans la seconde division, il faut qu'ils se reconstituent de toutes pièces. Aucun fait positif n'appuie chez le rat cette manière de voir, qui constitue une simple hypothèse.

L'évolution ultérieure des spermatocytes de second ordre se rattache à l'étude de la seconde division. Revenons un instant en arrière et reprenons l'histoire des différents éléments du spermatocyte de premier ordre depuis la fin de la période d'accroissement. Et d'abord le

Nucléole. Il disparaît brusquement à un stade plus ou moins avancé. Que devient il? Lenhossek (36) a déjà émis l'hypothèse que le corps chromatoïde de Hermann (v. plus loin) serait constitué d'une substance assez analogue à celle du nucléole. Je crois pour ma part, que le corps chromatoïde n'est autre chose que le nucléole expulsé du noyau et admettant, contrairement à Lenhossek (30) et avec von Ebner (14), que le corps chromatoïde n'apparaît que dans les spermatocytes de second ordre, je vois dans ce fait un argument de plus pour étayer cette opinion. Si le corps chromatoïde se forme réellement aux dépens de la substance du nucléole, on s'explique fort bien qu'il n'existe pas dans les spermatocytes de premier ordre dont le noyau renferme un nucléole, et comment, mis en liberté lors de la première division, il réapparaît dans le protoplasme du spermatocyte de second ordre. On comprend aussi qu'il n'y ait pas de nucléole dans le noyau de celui-ci. L'hypothèse de l'origine nucléolaire du corps chromatoïde me paraît donc fort plausible: elle n'est pourtant qu'une hypothèse, car il est impossible de suivre tous les stades de cette évolution. Le nucléole a en effet complètement disparu lors de la métakinèse.

Quant au corps intranucléaire, sa disparition est si brusque et si complète qu'elle ne permet sur son sort aucune hypothèse. On le trouve encore dans le noyau au stade spirème dédoublé (fig. 16) et son aspect ne présente aucune modification. Au stade de la segmentation transversale, il a disparu sans laisser la moindre trace.

Forme de la cellule et structure du protoplasme. Les figures suffisent pour donner une idée des changements de forme de la cellule en division. J'insiste cependant sur un allongement remarquable du corps cellulaire pendant l'écartement des chromosomes filles, coïncidant avec un allongement du fuseau sur lequel je reviendrai plus loin.

Quant au protoplasme, il est dans certaines cellules des zones profondes de la préparation criblé de grosses granulations se colorant par l'hématoxyline ferrique: ces granulations ne sont pas des mitochondries, mais vraisemblablement un précipité qui paraît se produire avec plus de facilité dans les anaphases de la mitose.

Idiozome. Dès le début de la division, parfois déjà lorsque la segmentation transversale est accomplie, l'idiozome prend une forme plus irrégulière, augmente légèrement de volume et présente une structure moins dense. Il se fendille ensuite et montre une tendance manifeste à se disloquer. Sa colorabilité s'affaiblit graduellement jusqu'au stade de la métakinèse, où il finit par disparaître. Comme à ce stade, le nucléole a également disparu, on ne trouve plus dans le protoplasme, en dehors des mitochondries qui ne sont pas figurées ici, aucun autre élément que la figure de division.

L'idiozome réapparaît dans les spermatocytes de second ordre, parfois déjà au stade représenté fig. 24, sous forme d'une légère condensation du protoplasme. Sa reconstitution intégrale est très rapide et au stade du noyau réticulé (fig. 25) il a atteint tout son développement. Son volume est inférieur à celui qu'il avait dans les spermatocytes de premier ordre, sa forme est moins régulière, mais sa structure n'est pas modifiée. Quant à sa position dans la cellule, elle parait tout à fait indéterminée.

Centrioles et figure achromatique. Nous avons laissé les centrioles au moment où ils gagnent la périphérie de l'idiozome qu'ils quittent lorsque la membrane nucléaire a disparu. Ce n'est qu'exceptionnellement qu'ils s'en libèrent plus tôt, parfois dès le dédoublement du spirème: ils persistent alors au voisinage de l'idiozome, entre celui-ci et le noyau.

Après la disparition de la membrane nucléaire, les chromosomes sont, comme nous l'avons vu, disposés en un fer-à-cheval dans l'ouverture duquel se trouve l'idiozome et les centrioles qui viennent de s'en dégager. Ceux-ci s'écartent l'un de l'autre et ce n'est que lorsque cet écartement est devenu considérable que se développe entre eux la figure achromatique. Il n'y a donc pas ici de centrodesmose, de jeune fuseau, tel qu'on le trouve constamment chez la salamandre par exemple. Sur le fuseau encore en formation se disposent les chromosomes: aux deux pôles, on observe un aster très net (fig. 19).

Au stade de la métakinèse, la figure achromatique présente l'aspect suivant, qui est caractéristique de la première division

(fig. 20). Le fuseau est court et trapu. Les filaments principaux ne sont pas tendus entre les pôles et la plaque équatoriale, mais décrivent une légère courbure: cette disposition rappelle celle du premier fuseau de la salamandre, où elle est encore plus accentuée. A chaque pôle, un centriole apparaît très nettement, mais les irradiations qui s'observaient aux stades précédents ont déjà fortement diminué et ne tarderont pas à disparaître. J'ai cherché vainement les énormes asters décrits par Lenhossek, dont les rayons s'entrecroiseraient dans le plan équatorial.

Pendant la séparation des chromosomes filles, le fuseau s'allonge considérablement, au point que les pôles arrivent presqu'à la périphérie de la cellule (fig. 21). Au stade dyaster, les filaments unissants présentent un trajet sinueux; dans le fuseau, on observe fréquemment de grosses granulations qui, ou bien ont la même valeur que celles mentionnées plus haut à propos du protoplasme, ou bien correspondent aux «Centralspindelkörperchen» de Kostanecki (28) et représentent peut être des fragments de l'idiozome, comme Meves le décrit chez la salamandre. Ces granulations sont en tous cas constantes et sont aussi figurées par Lenhossek (cf. sa fig. 13).

Plus tard, lorsque les cellules filles se séparent, il apparaît sur chaque filament unissant, dans le plan de division, un corpuscule intermédiaire de Flemming. En même temps, la nouvelle membrane intercellulaire étrangle le fuseau, qui prend par suite la forme d'un sablier (fig. 22). Chacune des moitiés de ce sablier est un cône dans lequel les fibres achromatiques sont disposées en éventail et dont la base s'insère largement sur la membrane nucléaire nouvellement formée du jeune spermatocyte de second ordre. Cette insertion est d'abord perpendiculaire au grand axe du noyau ovoïde. En même temps que celui-ci prend une forme sphérique, le centriole, qui était resté jusque là dans le prolongement de l'axe du fuseau présente des mouvements télokinétiques et entraîne le noyau à sa suite (fig. 23). Tous deux décrivent dans le jeune spermatocyte de second ordre un mouvement de rotation de 90° environ, et cela en sens inverse dans chaque cellule fille, et déplacent en même temps la masse protoplasmique. Il en résulte que l'insertion du Spindelrest sur le noyau devient oblique et finit par céder. A ce stade, les jeunes noyaux sont donc disposés de part et d'autre du reste fusorial tendu obliquement entre les cellules filles (fig. 24). Dans ce reste fusorial, la structure fibrillaire devient indistincte, les corpuscules inter-

médiaires se fusionnent en une masse unique, fortement colorée. Le tout disparaît bientôt sans laisser de traces.

Tant que les cellules filles restent unies par le Spindelrest, la position du centriole, encore unique, est facile à déterminer: il se trouve au voisinage du noyau, en un point diamétralement opposé à l'extrémité du Spindelrest. Plus tard, tout point de repère a disparu et comme le centriole ne s'entoure pas ici de l'idiozome, contrairement à ce qui se passe dans les spermatocytes de premier ordre, il est souvent difficilement reconnaissable au milieu d'autres granulations. Dans certains cas pourtant, le protoplasme présente une légère tendance à s'irradier autour de lui et son identité est alors facile à établir (fig. 24).

Nous avons parlé jusqu'ici d'un centriole unique. La division du centriole, phénomène précurseur de la seconde division de maturation, se produit lorsque le noyau est encore à l'état de repos. On trouve alors, libres dans le protoplasme, deux centrioles entourés d'une faible irradiation (fig. 25)[1].

Le spermatocyte de second ordre est donc une cellule polyédrique volumineuse, dont le noyau sphérique et de forte taille possède une membrane épaisse et un réseau chromatique d'aspect tout particulier (v. plus haut). Dans le protoplasme, on trouve l'idiozome et deux centrioles libres. Il me reste à décrire le corps chromatoïde, dont la présence achève de caractériser cette génération cellulaire.

Le corps chromatoïde (figures 25 à 29) que Hermann (24) a le premier reconnu chez la souris à côté de l'idiozome, tout en confondant ces deux éléments sous le même nom de Nebenkern, est un corps de forme irrégulière, souvent bilobé ou même dédoublé, excessivement avide de matières colorantes. Son volume est relativement considérable: il atteint à peu près celui de l'idiozome. Son aspect morphologique suffit à le distinguer d'autres granulations, comme celles que Lenhossek a prises à tort pour le corps chromatoïde dans les spermatocytes de premier ordre. Quant à sa situation dans la cellule, il semble qu'on le trouve assez fréquemment au voisinage des centrioles et à une certaine distance de l'idiozome: il n'est pas rare de trouver celui-ci d'un côté du noyau, le corps chromatoïde et les centrioles du côté diamétralement opposé (fig. 25).

[1] La division des centrioles se produit généralement plus tôt, la plus souvent déjà pendant les anaphases de la première mitose. Il est possible qu'il puisse en être de même chez le rat, mais tel n'était certainement pas le cas dans les cellules que j'ai observées.

Soit dit en passant, ce voisinement du corps chromatoïde et des centrioles est très marqué pendant la spermiogénèse.

J'ai indiqué plus haut quelles raisons plaident en faveur de l'origine nucléolaire du corps chromatoïde et je n'y reviendrai pas.

Bibliographie.

Il va de soi qu'avant le travail de von Ebner de 1888 (12), aucun auteur n'a distingué deux types de division des spermatocytes. Mais même après ce travail, Hermann (24) chez la souris, Moore (40, 41) chez le rat n'ont certainement vu que la première division. Moore reconnaît la teudance du spirème à se fendre longitudinalement avant de se segmenter transversalement. Il est le seul auteur qui ait décrit exactement (41) le sort des chromosomes primaires: rupture de la boucle à une de ses extrémites, écartement des deux moitiés en forme de V. Aussi ma figure de la métakinèse présente-t-elle la plus grande ressemblance avec la sienne. Moore représente des centrioles (ses centrosomes) dédoublés dès le stade monaster, ce qui ne concorde pas avec mes observations.

C'est Lenhossek (30) qui le premier teuta de décrire les deux types de division et d'en établir les caractères différentiels. Comme l'auteur le reconnaît du reste volontiers, sa tâche était facilitée par les descriptions très complètes des deux divisions des spermatocytes chez les Elasmobranches par Moore (42), chez Salamandra maculosa par Meves (35). Pourtant il faut dire que si sa description de la première division est assez complète, celle de la seconde présente de nombreuses lacunes.

J'ai déjà montré plus haut que Lenhossek n'a vraisemblablement pas vu le spirème définitif. C'est ce qui explique le reproche injustifié qu'il fait à Hermann qui a décrit chez la souris (v. plus bas) un spirème s'étendant exclusivement à la périphérie du noyau: cette description concorde absolument avec ce qui se passe chez le rat et si Lenhossek n'a pas vu cette disposition, c'est précisément parce qu'il a méconnu ce stade. Ce qui me porte à croire qu'il en est bien ainsi, c'est que la description que donne Lenhossek du filament chromatique rappelle plutôt les travées que le spirème, dont l'aspect est beaucoup plus homogène. De plus à ce stade, le noyau n'est plus sphérique, comme dans les figures de Lenhossek, mais franchement ovoïde, ainsi que je l'ai déjà fait remarquer.

Pour les prophases de la première division, cet auteur croit devoir admettre que la segmentation transversale précède la division

longitudinale: nous avons vu qu'il n'en est rien. De plus, LENHOSSEK n'a pas vu le sort réservé aux chromosomes primaires dans la métakinèse: il admet que ces éléments chromatiques de la plaque équatoriale dérivent des formes en anneau des stades précédents «durch concentrische Verengerung». Cette interprétation est inexacte.

La forme du fuseau et des asters est aussi différente de celle que j'ai décrite, ce qui peut tenir à ce que nous n'avons pas employé les mêmes fixateurs. Quant aux anaphases et télophases, ma description ne s'écarte guère de la sienne.

VON EBNER (14) confirme les données de LENHOSSEK et est par conséquent passible des mêmes critiques en ce qui concerne l'évolution des chromosomes primaires. Il admet l'existence d'une division anaphasique, que je n'ai pour ma part, jamais rencontrée. Il est bon du reste de faire remarquer que VON EBNER ne dit pas qu'il ait vu cette division: il l'admet seulement à cause des données contradictoires qu'il obtient dans la numération des chromosomes. Nous verrons plus loin que le nombre qu'il admet n'est certainement pas exact, mais trop faible, ce qui explique ces contradictions apparentes.

Dans sa courte description des stades de la spermatogénèse du rat, REGAUD (54) reconnaît que la division longitudinale du spirème précède la segmentation transversale. Il commet la même erreur que LENHOSSEK et VON EBNER en ce qui concerne l'évolution ultérieure des produits de la division longitudinale.

Autres mammifères: nous avons déjà mentionné le travail de HERMANN (24) sur la souris et reconnu l'exactitude de sa description du spirème. HERMANN donne de la plaque équatoriale une figure très analogue à celle que l'on observe chez la salamandre et différente par conséquent de celle du rat, mais se rattachant comme celle-ci au mode hétérotypique (v. plus bas).

Sur le taureau nous n'avons comme données que celles que nous fournit SCHÖNFELD (58) dans sa note préliminaire, le travail définitif de cet auteur ne comprenant que la période d'accroissement. Il résulte de sa description que la répartition des deux moitiés des anneaux formés pendant les prophases se ferait chez le taureau autrement que chez le rat.

Nous avons déjà suivi MOORE et WALKER (43 b) jusqu'au stade de la rétraction synaptique du spirème et la formation des boucles, les «gemini» de ces auteurs. Il résulte de leur description que ces gemini, qu'ils considèrent comme formés de deux chromosomes somatiques accolés bout à bout, se divisent ensuite longitudinalement. La

première division ne sépare pas ces moitiés longitudinales, mais les deux chromosomes somatiques précédemment réunis en une boucle. Les anaphases ne présentent rien de particulier, si ce n'est la persistance de la division longitudinale, laquelle n'est du reste pas à reconnaître dans les figures des auteurs.

Tout cela est encore une fois en contradiction formelle avec mes observations sur le rat. Nous avons assisté chez cette espèce à la formation des chromosomes primaires par segmentation transversale d'un spirème, sans aucune intervention de synapsis. Les produits de la division longitudinale de ces chromosomes primaires sont répartis suivant le mode décrit entre les cellules-filles. Si donc les chromosomes primaires étaient constitués de deux chromosomes somatiques placés bout à bout, la première division n'aurait pas la signification que veulent lui attacher Moore et Walker. Mais rien n'appuie chez le rat une semblable hypothèse, pas plus du reste, je me hâte de l'ajouter, que les observations de Moore et Walker ne permettent de l'admettre chez le cobaye. Ni texte ni figures n'entraînent la conviction du lecteur et Moore ne peut conclure que par analogie avec ses observations sur le triton (43*a*), qui sont elles mêmes sujettes à caution.

Enfin, une comparaison s'impose avec les phénomènes décrits par Flemming (18) et Meves (35) chez Salamandra maculosa. Dans cette espèce, comme chez le rat, la division longitudinale du spirème précède la formation de segments chromatiques isolés et les extrémités des produits de la division longitudinale restent unies jusqu'après la métakinèse. La seule différence consiste dans ce fait que la séparation des chromosomes filles se fait à ce stade aux deux bouts à la fois, au lieu de s'être opérée plus tôt à l'un des bouts comme chez le rat. Autre différence: les chromosomes primaires de la salamandre se coudent en leur milieu et prennent la forme d'anses. Enfin, il existe chez la salamandre une division anaphasique très nette qui manque chez le rat. Mais la ressemblance est si grande entre ces deux processus que la première division de maturation du rat doit être qualifiée de division hétérotypique.

Les produits de la première division ont été reconnus et figurés pour la première fois par von Ebner (12) et sa description du noyau de ces éléments, ainsi que celle de Lenhossek, est très exacte.

Idiozome. La disparition de l'idiozome pendant la mitose est un fait maintenant bien connu, qui paraît avoir été vu pour la première fois par Brown (8), dans les spermatocytes du rat. Cet auteur

écrit: «In chlorid of gold preparations, the accessory corpuscle (idiozome) appears to become broken up during karyokinesis; perhaps it forms the accessory corpuscle of the young spermatozoa (spermatide) and some small granules which stain slightly with hæmatoxylin and appear to be produced during karyokinesis, may represent this process (p. 350).» Brown admet donc la reconstitution de l'idiozome aux dépens de ses fragments et paraît avoir reconnu les granulations que Lenhossek et moi avons décrites et qui correspondent sans doute aux «Centralspindelkörperchen» de Kostanecki (28).

Ces observations de Brown ont été confirmées et complétées par Benda, Lenhossek et von Ebner chez le rat, par Schönfeld chez le taureau, par Moore et Walker chez le cobaye. Chez les vertébrés inférieurs, la dislocation de la «sphère» pendant la mitose a été décrite minutieusement par Meves (35) chez Salamandra maculosa.

Centrioles. On n'a que peu d'indications sur les centrioles au début de la mitose. Lenhossek, pas plus que moi, n'a trouvé de centrodesmose. Cet auteur a également reconnu et décrit les mouvements télokinétiques du noyau et les a supposés en rapport avec des mouvements analogues des centrioles, sans pourtant avoir pu voir ceux ci.

Ces mouvements télokinétiques ont été, comme on sait, décrits pour la première fois par Moore et par Meves[1]) dans des cellules séminales, puis par Heidenhain (20, 21) dans des leucocytes.

Chez le cobaye, Moore et Walker ont vu la migration des centrioles vers la périphérie de l'idiozome et leur sortie de celui-ci dans les prophases de la mitose. Ils ne mentionnent pas de mouvements télokinétiques.

Corps chromatoïde. Il a été décrit pour la première fois chez la souris par Hermann (24) qui l'a pris pour une partie de l'idiozome (Nebenkern). Chez le rat, Benda (5) l'a le premier distingué de l'idiozome (archiplasma) et des centrioles et a émis l'hypothèse que le corps chromatoïde était constitué de chromatine expulsée du noyau. C'est Benda (loc. cit.) aussi qui a décrit sa persistance pendant la division des spermatocytes: nous verrons plus loin qu'il s'agit en réalité de la seconde division, le corps chromatoïde n'existant pas lors de la première.

Moore (40, 44), Niessing (41) et Lenhossek (30) décrivent à tort le corps chromatoïde dans les spermatocytes de premier ordre

[1]) Moore, J. E. S. Quart. Journ. of micr. Sc. 1893. Meves, F. Inaug.-Diss. Kiel. 1893.

et ce dernier croit qu'il s'agit d'une substance expulsée du noyau, mais plus analogue à la substance nucléolaire qu'à la chromatine. Il admet aussi la persistance du corps chromatoïde pendant la division.

von Ebner (14) pense avec raison que le corps chromatoïde n'apparaît que dans les spermatocytes de second ordre.

Quant à la question de savoir s'il y a un ou plusieurs corps chromatoïdes, nous avons vu que le corps chromatoïde peut se fragmenter, ce qui met d'accord tous les auteurs.

En ce qui concerne l'existence du corps chromatoïde chez d'autres mammifères, nous savons que Niessing (44) et Meves (36) l'ont retrouvé chez le cobaye, Schönfeld (58: comm. prél.) chez le taureau et von Mollé (68) chez l'écureuil où il n'atteindrait tout son développement que dans les spermatocytes de second ordre. Le corps chromatoïde paraît en tous cas particulièrement développé chez le rat.

Il ne me paraît du reste nullement établi que tous les éléments décrits sous ce nom soient homologues. Seule l'étude de l'évolution du corps chromatoïde pourrait trancher cette question et cette évolution est jusqu'ici inconnue. Schreiner (61) prétend que chez Myxine glutinosa le corps chromatoïde rentre dans la tête du spermatozoïde: aucune observation analogue n'a encore été faite chez une autre espèce.

Meves (36) chez le cobaye admet comme vraisemblable l'origine nucléolaire du corps chromatoïde en se basant sur les résultats fournis par la méthode d'Ehrlich Biondi après fixation au sublimé. La valeur absolue d'une telle réaction ne me paraît pas établie (cf. Fischer, 17a).

b) seconde Division.

Après un stade de repos très court, le spermatocyte de second ordre se prépare de nouveau à entrer en division.

On voit d'abord ces masses chromatiques qui forment les nœuds du réseau s'étirer le long de la charpente de linine et, entraînant les grains semés sur celle-ci, former par confluence une travée plus ou moins longue. Ces travées présentent un aspect homogène et des bords découpés, aux crêtes desquels aboutissent des filaments de linine. En même temps la membrane nucléaire perd de sa colorabilité et la chromatine dont elle était chargée concourt à la formation des travées (fig. 26 et 27).

Ce processus s'étendant à tout le noyau et les différentes travées ainsi formées finissant par se réunir bout à bout, il en résulte la formation d'un spirème (fig. 28). Un doute persiste pourtant dans mon esprit sur la question de savoir si ce filament est unique.

Dans ma figure 28, il semble bien qu'il y ait encore deux filaments chromatiques distincts. Mais étant donnée la grande rapidité avec laquelle se déroulent les prophases de la seconde division de maturation, il n'est pas impossible que le stade du filament unique m'ait échappé: toutes ces figures se rencontrent en effet avec une extrême rareté.

Au stade spirème succède immédiatement et contrairement à ce qui se passe dans la première division, la segmentation transversale. Les chromosomes ont la forme de bâtonnets courts et épais, et sont encore réunis par toute une charpente de linine. Ce stade est beaucoup plus fréquent et présente vraisemblablement une durée beaucoup plus longue que les précédents (fig. 29).

Bientôt se produit la division longitudinale des segments chromatiques (fig. 30). Ce phénomène ne peut s'observer dans toute sa netteté que dans les parties périphériques de la préparation. A l'encontre de ce qui se passe dans la première mitose, la division longitudinale est ici complète: il en résulte qu'il n'apparaît pas ici de figures en forme de boucles ou d'anneaux, et VON EBNER qui les a décrites, doit avoir fait une confusion. Il ne m'a pas été possible de voir chez le rat les filaments de linine réunissants les deux moitiés de chromosomes, que MEVES (35) a décrits dans la seconde division chez la salamandre, mais il est vraisemblable qu'il existe ici aussi un moyen d'union empêchant l'écartement des chromosomes filles avant leur disposition dans la plaque équatoriale.

Au stade suivant, toute trace de la membrane nucléaire et de la charpente de linine a disparu (fig. 31). Les chromosomes flottent un instant librement dans le cytoplasme, mais comme la figure achromatique se forme très rapidement, ils se disposent bientôt en une plaque équatoriale, de telle sorte que la scissure longitudinale tombe dans le plan de division. Entretemps, leur forme s'était déjà modifiée; ils étaient devenus plus courts et plus épais. Puis, sous l'influence sans doute de l'attraction qui les sollicite vers les pôles, l'épaisseur finit par l'emporter sur la longueur et les angles s'arrondissent: chaque chromosome fille prend ainsi la forme d'abord d'une petite sphère, puis d'un petit ovoïde dont le grand axe est parallèle à celui du fuseau. C'est sous la première forme qu'ils se présentent lors de la métakinèse; l'équateur du fuseau est alors occupé par une double rangée de petites sphères superposées, qui proviennent comme nous l'avons vu de la division longitudinale des chromosomes primaires (fig. 33). Remarquons en passant, car nous y reviendrons plus

loin, combien trompeuse est une pareille disposition et combien facilement elle pourrait en imposer pour une division transversale.

La séparation des chromosomes filles s'accomplit rapidement (fig. 30). Le maximum d'écartement une fois atteint, ils confluent et la figure chromatique ressemble alors, dimensions à part, à celle de la première division (figures 35 et 36). La reconstitution des noyaux filles s'accomplit sensiblement de la même manière que dans les jeunes spermatocytes de second ordre. Autour de la masse chromatique apparaissent une vacuole claire et une mince membrane, premières ébauches du suc et de la membrane nucléaires (fig. 37). Cette masse chromatique se disloque ensuite, en même temps que le noyau décrit un mouvement télokinétique de rotation de 90° environ en sens inverse dans chaque cellule fille. Il se reforme un reticulum chromatique très analogue à celui du spermatocyte de second ordre: mais le volume du noyau est beaucoup plus faible et la masse de chromatine réduite (fig. 38). La description des phénomènes ultérieurs fait partie de l'étude de la spermiogénèse proprement dite.

Nombre des chromosomes. Il est temps de dire quelques mots du nombre des chromosomes. Je me hâte d'ajouter que je ne puis donner d'indication définitive à ce sujet.

Le nombre des chromosomes est certainement beaucoup plus élevé dans les divisions des spermatogonies que dans celles des spermatocytes. L'absence de numérations exactes, très difficiles à faire dans les spermatocytes, presqu'impossibles dans les spermatogonies à cause des faibles dimensions de la figure de division, ne me permet pas d'affirmer qu'ici, comme dans la plupart des autres espèces animales, le nombre des chromosomes soit réduit de moitié dans les divisions de maturation. Mais comme les observations ne plaident nullement contre cette manière de voir, il me paraît justifié de conclure par analogie qu'il en est de même chez le rat.

Il me semble également probable que ce nombre est le même dans les deux divisions des spermatocytes. Mais quel est il? Moore (41) a admis qu'il est de 8. Je crois, pour ma part, avec Lenhossek, ce nombre trop faible. Jetons en effet un coup d'œil sur les figures. Dans la figure 17 (membrane nucléaire encore conservée) on peut compter 10 chromosomes primaires bien complets et quelques fragments. Dans la figure 18 (disparition de la membrane nucléaire) il y a 8 chromosomes entièrement dans la coupe et un certain nombre qui n'ont été qu'entamés par celle-ci. De même dans la figure 19 et dans la figure 29 de la seconde division, il y a manifestement

plus de 8 chromosomes. Considérant que le nombre des chromosomes est presque toujours un multiple de quatre, c'est le nombre 12 (et 24 par conséquent pour les cellules somatiques) qui me paraît le plus vraisemblable. Lenhossek (30) est arrivé à la même conclusion.

Quant aux dimensions des chromosomes, nous savons depuis Meves (35) qu'elles varient dans la même figure de division. Les chromosomes du rat n'échappent pas à cette loi, quoique ces variations soient très peu étendues. Il n'est pas question de distinguer ici des paires de chromosomes, comme Sutton prétend avoir pu le faire chez Brachystola: à vrai dire, la possibilité de retrouver dans des divisions successives des couples de chromosomes de dimensions égales laisse un auteur de la compétence de Meves (37. p. 451) assez sceptique.

Comme lors de la première division, la cellule s'allonge notablement pendant la séparation des chromosomes filles. On retrouve de même dans le protoplasme et avec une prédilection marquée pendant les anaphases, ces granulations qui ont été décrites plus haut.

Idiozome. La description des modifications de l'idiozome peut être calquée sur celle de la première division. Ici aussi l'idiozome persiste jusqu'au stade de la métakinèse, pour réapparaître dans la spermatide après la reconstitution des noyaux.

Centrioles et figure achromatique. Les centrioles n'ont pas été représentés dans les prophases de la seconde division. La rareté de ces stades est telle, en effet, que je n'ai pu en trouver réunissant à la fois tous les éléments du spermatocyte de second ordre: idiozome, corps chromatoïde, centrioles, et que j'ai du me décider à représenter ceux qui illustrent le mieux les modifications de la chromatine. Dans les anaphases, j'ai rarement pu les reconnaître avec netteté. Malgré ces lacunes, l'analogie avec la première division est telle que l'évolution des centrioles est suffisamment claire.

Après la disparition de la membrane nucléaire, les deux centrioles qui, ne l'oublions pas, étaient libres dans le protoplasme, s'écartent l'un de l'autre sans qu'il apparaisse, pas plus que lors de la première division, de jeune fuseau. La figure achromatique ne se forme que lorsque les centrioles ont à peu près atteint les futurs pôles de fuseau, et elle présente un aspect différent de celle de la première division. Remarquons tout d'abord que les asters sont encore moins développés, les irradiations plus passagères que tout à

l'heure. Le second fuseau, quoique plus court, n'a pas la forme trapue du premier mais présente une forme élancée: c'est dire qu'il est beaucoup plus étroit. Je ne crois pas que les pôles soient toujours aussi proches de la périphérie de la cellule que ne le décrit Lenhossek (30): cette disposition ne me paraît nullement constante (v. ma fig. 33). Lorsqu'elle manque, son absence est compensée par un allongement considérable des filaments unissants pendant la séparation des chromosomes filles, qui, au stade dyaster, amène ces pôles tout à fait à la périphérie de la cellule, comme dans la première division (fig. 35). Remarquons aussi la disposition analogue des filaments unissants, qui décrivent un trajet sinueux, et, dans le fuseau, des «Centralspindelkörperchen» de Kostanecki (fig. 35).

Tout ce qui suit n'est que la répétition des phénomènes déjà décrits à propos de la première division: apparition sur chaque filament d'un corpuscule intermédiaire de Flemming, formation aux dépens du fuseau, d'abord d'une figure en forme de sablier, s'insérant perpendiculairement sur les noyaux filles, puis d'un Spindelrest cylindrique coupant obliquement la lique de réunion des noyaux filles (fig. 36); mouvements télokinétiques du centriole et du noyau qui décrivent une rotation d'$^1/_4$ de cercle environ (figures 37 et 38). Tout cela ne pourrait être décrit plus longuement sans tomber dans des redites.

Corps chromatoïde. Le corps chromatoïde conserve ses caractères jusqu'à la disparition de la membrane nucléaire. Il présente alors un aspect moins homogène, parfois nettement granuleux (fig. 32).

On le retrouve sous cet aspect au stade de la métakinèse (fig. 33). Je n'ai jamais pu assister à sa division: mais au stade dyaster, on retrouve à côté de la masse de chromatine une grosse granulation fortement colorée qui dérive vraisemblablement du corps chromatoïde (figures 34 et 35). Avec Benda (5), je pense donc qu'il persiste pendant la mitose et se divise pour son propre compte. Dans la spermatide, il reprend l'aspect qu'il avait dans le spermatocyte de second ordre.

Bibliographie.

Les indications que nous fournit la littérature sur la seconde division, non seulement chez le rat, mais encore chez les mammifères en général, sont très peu nombreuses.

Lenhossek (30) s'est efforcé le premier de faire une étude de la seconde division chez le rat. Les prophases paraissent lui avoir complètement echappé, et il s'est surtout attaché à distinguer les 2 fuseaux. Il reconnaît dans la seconde figure de division des chromosomes plus petits et un aspect plus élancé du fuseau, ainsi que la situation périphérique de ses pôles (qui n'est pas constante: v. plus haut). Il ne nous donne aucun détail sur le mode de formation et de division des chromosomes.

von Ebner (14) décrit brièvement la formation du spirème: sa figure 13, à laquelle il renvoie, est cependant fort peu caractéristique. Il mentionne aussi l'absence du nucléole dans les spermatocytes de second ordre, absence qu'il considère non sans raison comme suffisamment caractéristique du second spirème. Mais c'est à tort qu'il prétend retrouver lors de la seconde division les chromosomes en forme d'anneau qui caractérisent la première.

Regaud (54) «se propose de revenir sur la seconde division des spermatocytes». Cette partie de son travail n'a pas encore paru.

Schönfeld (58), qui revendique l'honneur d'avoir décrit le premier la seconde division des spermatocytes chez les mammifères, n'en donne en réalité chez le taureau (dans sa communication préliminaire) qu'une description très sommaire. Il déclare avec raison avoir cherché vainement, aussi bien chez le taureau que chez le rat, les chromosomes en forme d'anneau décrits par von Ebner. Mais le reste de sa description me paraît insuffisamment clair pour qu'on puisse en tirer des conclusions sur le mode de formation des chromosomes et la façon dont ils se divisent.

Chez le cobaye, Moore et Walker (43 b.) décrivent comme suit les prophases de la seconde division: «the onset of the second maiotie division is ushered . . . by the formation of chromatic condensations which foreshadow the chromosomes of the subsequent mitoses. These in the guinea pig, are sixteen in number. No true spirem appears to be formed, and the best description of the process is to say that the chromatic granules become at first aggregated in clouds and after a time, into two rows in each. In this way the young chromosomes have the appearance of being longitudinally split (p. 12 et 13)». Mes observations sur les prophases de la seconde division du rat et l'expérience que j'ai faite de la difficulté que présente leur étude me portent à croire que la description de Moore et Walker est erronée. Nous avons vu que chez le rat, il se forme un spirème qui se segmente transversalement et que les chromosomes primaires ainsi for-

més se divisent ensuite longitudinalement. Mais comme je l'ai déjà fait remarquer, les prophases de la seconde division et la segmentation transversale du spirème se passent avec une telle rapidité que ces images sont d'une extrême rareté. Il doit en être de même chez le cobaye, ce qui expliquerait que Moore et Walker n'ait pas vu ces stades. Je les ai moi-même longtemps méconnus chez le rat, où je me suis au début figuré que les chromosomes étaient formés d'une manière analogue à celle décrite par Moore et Walker chez le cobaye: par confluence de la chromatine repandue sur les travées de linine avec les masses chromatiques occupant les nœuds de ce réseau, c'est à dire un passage sans transition de la figure 25 à la figure 29. Je reconnus plus tard qu'il n'en est rien.

La forme du second fuseau de maturation du cobaye présente une assez grande analogie avec celle du second fuseau du rat.

Enfin, comme la première division, la seconde division des spermatocytes du rat trouve son homologue chez la salamandre. Le principal caractère que Flemming (18) et Meves (35) reconnaissent à la division homéotypique consiste dans la séparation complète et immédiate des deux moitiés des chromosomes primaires, ce qui exclut la possibilité de la formation d'anneaux. Ce même caractère se retrouve avec une entière netteté chez le rat.

Idiozome. Chez le cobaye, Meves (36) et Moore et Walker (43 b.) décrivent dans l'idiozome des spermatocytes de second ordre les mêmes granulations logées dans une petite vésicule qu'ils avaient déjà trouvées dans les spermatocytes de premier ordre du même animal.

La position des centrioles dans les spermatocytes de second ordre du rat n'avait pas encore été décrite jusqu'ici. Chez le taureau Schönfeld (58) les trouve dans l'idiozome, contrairement à ce quise passe chez le rat, où comme nous l'avons vu, ils sont libres dans le protoplasme.

Par contre, Moore et Walker (loc. cit.) n'ont dans les spermatocytes de second ordre du cobaye, jamais trouvé les centrioles dans l'idiozome, ce qui est conforme à mes observations. La situation extraidiozomique de ces éléments est du reste a priori la plus vraisemblable, étant donnée la rapidité avec laquelle se succèdent les deux divisions.

Corps chromatoïde. C'est Benda (5) qui a décrit le premier la persistance du corps chromatoïde pendant la division: j'ai montré qu'il ne s'agit que de la seconde.

4. Résumé.

Nous pouvons pour réduire cet exposé aux faits essentiels, le résumer de la façon suivante.

Après un nombre indéterminé de divisions indirectes, les spermatogonies donnent naissance aux spermatocytes de premier ordre. Ceux-ci entrent alors dans la période d'accroissement, qui n'est qu'une longue préparation à la mitose. Au cours de cette période, on n'observe à aucun moment de rétraction de la chromatine dans une moitié du noyau, correspondant au synapsis de Moore (42) et autres auteurs, ni de figures pouvant s'interpréter comme une fusion, une copulation de filaments parallèles au sens de Winiwarter (70), Schreiner (60—63), etc.

Toutes les modifications du réseau chromatique aboutissent en dernière analyse à la formation d'un spirème unique. Celui-ci se dédouble par scission longitudinale avant de se segmenter transversalement. Cette segmentation transversale produit un certain nombre de chromosomes primaires, 12 probablement. Comme la division longitudinale de ces chromosomes primaires n'est pas complète, mais respecte leurs extrémités, ils affectent la forme d'anneaux ou toute autre analogue et plus tard par décollement des moitiés à l'un des bouts, celle d'accolade qui est caractéristique au stade de la métakinèse. La première division des spermatocytes répartit entre les cellules filles les produits de la division longitudinale des chromosomes primaires. Il n'apparait pas dans les chromosomes filles de division anaphasique.

A la première division succède bientôt la seconde. Un stade de repos court mais réel, pendant lequel le noyau reprend une structure réticulée et les chromosomes ont complètement disparu, les sépare. Il se reforme bientôt un spirème, qui cette fois se segmente d'abord transversalement. La division longitudinale qui suit rapidement est ici dès le début complète; les chromosomes primaires ont la forme de bâtonnets doubles, lesquels en se raccourcissant, se transforment en petites sphères. Une moitié de chaque chromosome primaire passe dans le noyau de chaque spermatide.

Les deux divisions sont donc chez le rat longitudinales. La première présente la plus grande analogie avec la première division chez la salamandre et est par conséquent du mode hétérotypique. Par la séparation immédiate et complète des chromosomes filles, la seconde rapelle fortement la division homéotypique chez la même espèce.

Quant aux autres éléments que renferment les spermatocytes, il suffira de dire brièvement que l'idiozome disparaît à chaque division au moment de la métakinèse, pour réapparaître après la reconstitution des noyaux. Les centrioles, au nombre de deux dès le début de la période d'accroissement, sont contenus dans l'idiozome dans les spermatocytes de premier ordre, et libres au contraire dans les spermatocytes de second ordre: on n'observe pas entre eux au début de la mitose de jeune fuseau. Le corps chromatoïde enfin, qui semble formé de substance nucléolaire expulsée du noyau lors de la première division, est caractéristique des spermatocytes de second ordre et des spermatides.

II. Partie théorique.[1])

Nous avons vu qu'il n'existe chez le rat à aucun moment de la période d'accroissement, de rétraction de la masse chromatique répondant au stade synapsis qui est actuellement décrit par une foule d'auteurs comme un stade normal de la spermatogénèse et auquel ces auteurs attachent une importance considérable. La conclusion la plus modeste que l'on puisse tirer de la, c'est que le stade synapsis n'est pas une étape constante de l'évolution des cellules séminales et perd par conséquent sa valeur théorique.

On peut aller plus loin et faire remarquer que, si dans un matériel bien fixé on n'observe pas de rétraction de la chromatine, cet argument négatif a une beaucoup plus grande valeur que l'argument positif contraire; car, s'il est impossible de mettre sur le compte des réactifs l'absence de synapsis, nous savons au contraire que les fixateurs, même les meilleurs, peuvent dans de mauvaises conditions, produire le synapsis. Cette opinion est confirmée par l'examen des figures qui illustrent beaucoup de ces nombreux travaux paraissant chaque jour sur la spermatogénèse et l'ovogénèse. Elle a été exprimée nettement pour la première fois par Mac Clung (32) en 1900: pour cet auteur, le synapsis est une disposition purement artificielle qui n'apparaît pas dans un matériel bien fixé; et lorsqu'on a l'occasion de l'observer, la rétraction de la masse chromatique se produit toujours du côté de noyau, opposé à celui qui a pu entrer le premier en contact avec le liquide fixateur.

[1]) Ces questions ayant été discutées à fond par Meves (37) dans un travail tout récent, j'aurai l'occasion de citer fréquemment cet auteur et je pourrai de plus être bref.

Tout récemment, MEVES (37) s'est exprimé d'une manière tout aussi catégorique. Laissons lui la parole: «Was nun die Zusammenballung anbetrifft, so bin ich durchaus der Meinung, daß sie einzig und allein durch die Wirkung der angewandten Reagentien hervorgebracht wird. An Amphibienhoden, die mit FLEMMINGschem oder HERMANNschem Gemisch gut fixiert sind, ist sie nur im Hodeninnern wahrzunehmen, fehlt dagegen vollständig an der Peripherie, wo die Osmiumsäure gewirkt hat. Hier erfüllt das Chromatingerüst die ganze Kernhöhle gleichmäßig, ohne an einer Stelle stärker verdichtet zu sein (p. 445).» MEVES concède volontiers d'ailleurs qu'il y ait à un moment donné de la période d'accroissement une tendance de la chromatine à se rétracter sous l'influence des fixateurs[1]). L'opinion d'un cytologiste doublé d'un technicien de cette valeur a une grande autorité: car l'expérience de MEVES s'étend aux matériels les plus variés et ses magnifiques observations ont porté sur les classes les plus diverses du règne animal.

On pourrait peut être m'objecter que chez le rat, la disposition de la chromatine en masses volumineuses au début de la période d'accroissement supplée au synapsis. La même objection pourrait être faite pour Vespa crabro, où les observations faites en commun par MEVES et moi (38) montrent que dans le jeune spermatocyte de premier ordre, la chromatine est réunie en une masse entourant le nucléole. Mais comme MEVES le fait justement remarquer (37, p. 446) pour Vespa, et la même remarque s'applique au rat, de telles images ne ressemblent en rien à celles du synapsis de MOORE, et une telle disposition est loin de constituer un stade constant de la période d'accroissement. En raisonnant de la sorte, on pourrait du reste aussi bien, dans un cas où le spermatocyte de premier ordre ne présente aucune disposition de ce genre, faire remonter le synapsis aux anaphases de la dernière division des spermatogonies, pendant lesquelles la chromatine se ramasse aussi en un bloc compact. Personne ne conteste d'ailleurs qu'il y ait ici un remaniement de la chromatine, personne ne nie qu'il y ait quelque chose de changé dans le processus de division des spermatocytes: ce que je conteste avec MEVES, c'est que le synapsis corresponde à une disposition réelle de la cellule vivante et constitue l'expression objective de ce remaniement.

[1] Cette tendance est en tous cas très peu marquée chez le rat, car même les parties profondes et par conséquent les plus mal fixées de l'objet, ne présentent presque jamais de traces de rétraction.

C'est au stade synapsis que s'accomplirait la réduction de moitié du nombre des chromosomes et cette réduction s'effectuerait par une «copulation» de filaments chromatiques, dont la plus généralement admise est la copulation parallèle décrite pour la première fois par Winiwarter (70) dans l'ovogénèse des mammifères.

La critique du travail de Winiwarter a été faite par Meves d'une façon si complète et si judicieuse que je n'ai rien à y ajouter. J'insiste pourtant avec lui sur ce point que l'interprétation que Winiwarter a donnée de ses observations n'a jamais été émise que comme une simple hypothèse. Je renvoie de même au travail de Meves pour la critique des observations de Schreiner (60—63) sur Myxine, Tomopteris et Salamandra: je me bornerai à dire que j'étais arrivé avant la lecture du travail de Meves à admettre comme lui une sériation incorrecte de leurs figures, tout au moins en ce qui concerne leur premier travail. Cette erreur, qui peut s'expliquer parfaitement chez un vertébré inférieur où les différentes stades sont groupés par follicules, se commettrait beaucoup plus difficilement chez les mammifères et particulièrement chez le rat, où la topographie des différentes générations cellulaires nous est, depuis le travail de von Ebner de 1888 et ceux de Regaud, si parfaitement connue qu'il est aisé de déterminer l'âge d'une cellule quelconque de la lignée séminale. Quant à la courte note dans laquelle Schreiner (60) prétend avoir retrouvé chez la souris et chez l'homme des phénomènes analogues à ceux décrits par lui chez Myxine etc., j'ai déjà fait remarquer plus haut qu'elle ne peut être critiquée en détail, car la description se borne à cette affirmation et n'est accompagnée d'aucune figure. Mes observations sur le rat contredisent absolument cette manière de voir: disons pourtant qu'ici aussi il suffirait de modifier la suite des images pour obtenir une copulation parallèle de filaments chromatiques. Remarquons de plus que, tandis que les partisans du synapsis et d'une copulation parallèle admettent qu'à ce stade les filaments sont attirés vers l'idiozome et les centrioles et convergent vers ceux-ci (stade «bouquet») nous n'avons à aucun moment quelque chose de semblable chez le rat: bien au contraire, les travées de chromatine et plus tard le spirème s'enroule perpendiculairement au grand axe du noyau, dans le prolongement duquel se trouve l'appareil centriolaire. Je me range donc entièrement à la manière de voir de Meves, qui met toutes les images interprétées comme une copulation parallèle de filaments chromatiques sur le compte d'une division longitudinale

précoce et il est intéressant de constater que chez le rat, par exemple, la théorie de la copulation parallèle n'a pas même les apparences pour elle. [1])

J'ai employé à dessein jusqu'ici le terme de copulation parallèle de filaments chromatiques: c'est en réalité dans l'esprit des auteurs copulation de chromosomes qu'il faut lire. Ce n'est donc pas tant la théorie de Winiwarter, Schreiner etc., qui est ici en jeu, mais bien plutôt celle de l'individualité des chromosomes. Et en effet, admettant pour ma part avec Hertwig (26) et Meves (37) que «les chromosomes ne conservent pas leur individualité dans le noyau au repos, mais qu'ils se forment au moment de la mitose sous l'influence des forces qui président à celle-ci (Hertwig loc. cit. p. 108)» je pourrais répondre qu'il ne peut s'agir aux stades en question d'une copulation parallèle de chromosomes, puisqu'à ce moment il n'y a pas encore de chromosomes. D'un autre côté, je ne vois pas la nécessité pour un partisan de l'individualité des chromosomes de rechercher une base objective à la théorie de la copulation: puisque les chromosomes conservent leur individualité dans la cellule au repos, si à un moment donné leur nombre est, dans une division, réduit de moitié, il faut admettre qu'il s'est produit une fusion de ces éléments. La question de la copulation des chromosomes se ramène donc à celle de l'individualité. Pour celui qui admet cette individualité, la réduction du nombre des chromosomes s'expliquera tout naturellement par une copulation; celui qui ne l'admet pas devra chercher une autre explication, ou avouer franchement qu'il s'agit là d'un fait que l'on ne peut que constater sans l'expliquer.

Que faut-il donc entendre sous le nom de réduction? En réalité, si l'on veut s'en tenir aux faits observables et bien observés, en dehors de toute spéculation, il n'y a que deux choses à comprendre sous ce terme, comme le fait justement remarquer Meves: la réduction du nombre des chromosomes et la réduction de la quantité de chromatine.

En ce qui concerne la première, elle perd considérablement de son importance par suite du point de vue auquel nous nous sommes placés. «Von diesem Standpunkt aus besitzt aber die Herabsetzung

[1]) Voir aussi la critique récente de ces théories par Häcker: «Die Chromosomen als angenommene Vererbungsträger» dans: Ergebn. u. Fortschr. der Zool. 1907. 1.

der Chromosomenzahl . . . überhaupt nur untergeordnete Bedeutung. Sie kommt dadurch zustande, daß die vorhandene Chromatinmasse sich im Beginn der ersten Reifungsteilung in der halben Anzahl von «taktischen Verbänden», Chromosomen, zusammenfindet. Dies ist eine Tatsache, die als solche hingenommen werden muß (Meves, loc. cit. p. 463—464).» Et Henneguy (23) avait déjà émis l'opinion suivante: «On a attaché à la manière dont se fait la réduction numérique des chromosomes une importance beaucoup trop grande, et le fait seul de cette réduction est à retenir.» Cette opinion, que Grégoire (20, note de la page 223) trouve «légère», me paraît au contraire en parfait accord avec nos prémisses.

Quant à la réduction de la quantité de chromatine, elle résulte des deux divisions que subissent les spermatocytes, divisions que se succèdent si rapidement que les noyaux filles de la première n'ont pas le temps de se compléter[1]). Et il faut bien admettre par analogie qu'il en est de même chez les mammifères, malgré la présence d'un stade de repos réel entre les deux divisions.

Mes observations sur le rat montrent que dans cette espèce comme dans beaucoup d'autres, les divisions des spermatocytes se rattachent au schéma hétérohoméotypique de Grégoire (loc. cit.). Mais ma conception du mode de formation des chromosomes primaires de la première division exclut toute possibilité de considérer cette division comme réductionnelle au sens de Grégoire. Je ne vois pas du reste la possibilité d'attacher à l'expression de réduction un sens différent de la conception que j'ai exposée plus haut, en se basant sur des observations mieroscopiques: nos moyens optiques ne nous permettent pas en effet, de pénétrer dans l'intimité du processus de la réduction qualitative, et les idantes de Weismann sont bien certainement des éléments d'un tout autre ordre encore que les plus fines granulations chromatiques que nous puissions observer.

Que penser alors de la réduction d'idantes par interposition dans la lignée séminale de la division transversale postulée par Weismann et décrite par ses élèves vom Rath et Häcker, ainsi que par Rückert? Comme l'ont fait remarquer Wilcox (69) et Fick (17), pour que la division transversale ait la valeur que Weismann lui attribue, il faudrait commencer par démontrer que les chromosomes ont un plan de symétrie déterminé par l'alignement des idantes,

[1]) Je crois avoir montré dans un travail antérieur (10) qu'on pourrait dans le même sens parler d'une réduction de la substance mitochondriale.

et que ceux-ci ont une largeur égale à celle du chromosome: de telle sorte qu'une division longitudinale les partagerait en deux moitiés équivalentes, tandis qu'une division transversale séparerait des idantes non-identiques. Il va de soi que cette démonstration n'a pas été faite.

Ce qui a depuis longtemps enlevé toute valeur théorique à cette manière de voir, c'est la découverte d'espèces nombreuses chez lesquelles les deux divisions sont manifestement longitudinales, et cela dans les cas les mieux observés. Au contraire les divisions transversales décrites sont fortement sujettes à caution, et les observations de vom Rath, Häcker et Rückert ont toutes été infirmées, sauf celles de vom Rath sur Gryllotalpa, pour la bonne raison qu'elles n'ont jamais été refaites. On pourrait dès lors se demander avec Meves (37, pages 438—439) s'il existe réellement des karyokinèses avec division transversale des chromosomes[1]). Les observations de cet auteur sur Apis mellifica, les miennes sur le rat sont, sous ce rapport très intéressantes, car elles montrent clairement la possibilité d'erreurs. Chez Apis mellifica comme dans la seconde division des spermatocytes du rat, les produits de la division longitudinale des chromosomes primaires se modifient tellement dans leur aspect morphologique, qu'à voir leur disposition dans la plaque équatoriale, on croirait assister à la division transversale d'un chromosome en forme de bâtonnet, dont le grand axe serait parallèle à celui du fuseau. Il faut avoir suivi pas à pas l'évolution des chromosomes pour discerner la véritable nature d'une telle division.

Appendice.

La rédaction de ce travail était entièrement terminée lorsque j'eus connaissance de deux travaux de Benda: «Die Spermiogenese der Monotremen» et «Die Spermiogenese der Marsupialen», parus en 1906 dans «Semon, Zoologische Forschungsreisen in Australien und dem Malayischen Archipel» travaux que Monsieur le Professeur Meves a eu l'obligeance de me communiquer.

Dans le premier de ces travaux, Benda donne une courte description de la période de multiplication et, comparant ce qui se fasse chez les Monotrèmes avec les phénomènes observés chez les Mammifères et notamment par Lenhossek chez le rat, croit pouvoir conclure que chez tous les Amniotes, la dernière division des spermatogonies produit des cellules, correspondant aux «Übergangsspermato-

[1]) J'ai montré plus haut qu'une telle division, contrairement à ce que décrit Regaud, ne se produit pas davantage dans les spermatogonies du rat.

gonien» de Lenhossek, dont les unes restent des spermatogonies, tandis que les autres deviennent des spermatocytes de premier ordre. Je ne connais pas le testicule des Monotrèmes mais je crois avoir montré que l'interprétation de Lenhossek repose sur des observations incomplètes et est tout à fait erronée: 1° parce que ses «Übergangs-spermatogonien» sont des spermatocytes de premier ordre déjà fort avancés et qu'il est a priori très improbable que des cellules déjà différenciées retournent à un état plus simple; 2° parce que, sous la couche des «Übergangsspermatogonien», il persiste, comme Hermann l'avait déjà montré, une couche de spermatogonies typiques. J'ajoute que les jeunes spermatocytes de premier ordre peuvent parfaitement être distingués dès le début des spermatogonies. Par conséquent, puisqu'il existe toujours une réserve de spermatogonies dans la couche profonde de l'épithélium séminal, on peut admettre, opinion à laquelle Benda ne voit du reste d'autre objection que celle, non fondée, de Lenhossek, on peut admettre que la dernière division des spermatogonies produit deux jeunes spermatocytes, tandis qu'une partie des spermatogonies persiste à l'état de repos pour constituer une réserve. Les phénomènes de la période de multiplication présentent dès lors une analogie complète dans tous les groupes du règne animal.

En ce qui concerne les périodes d'accroissement et de maturation, je n'insisterai pas beaucoup sur les différences qui existent entre la description de Benda et la mienne. Le processus rappelle du reste dans ses grandes lignes ce qui se passe chez le rat: formation de chromosomes en forme d'anneaux, une première division hétérotypique, un stade de repos très net entre les deux mitoses. Par contre, la segmentation transversale précède ici la division longitudinale et les chromosomes conservent leur forme d'anneaux dans la plaque équatoriale lors de la première division. Quant à la seconde, elle se ferait également selon le mode hétérotypique chez les marsupiaux, et il y a de plus une forme assez spéciale de segmentation du premier spirème. Benda décrit en outre la formation d'un spirème très net dans les prophases de la seconde division.

Ce qui m'intéresse davantage c'est que Benda, reconnaissant que l'insuffisante conservation de son matériel ne lui a pas permis de faire des observations concluantes sur la période d'accroissement, exprime sur le synapsis des idées analogues à celles qui ont été exposées plus haut. Il déclare catégoriquement que les synapsis qu'il figure sont dus à l'action défectueuse des réactifs et insiste de plus sur ce point que la rétraction de la masse chromatique n'est nulle-

ment en rapport avec l'idiozome et les centrioles, mais se fait en un point quelconque du noyau et souvent du même côté dans une série de noyaux voisins. On pourrait rapprocher cette dernière observation de celle de Mac Clung (V. pag. 436). Benda conclut: «Die Synapsis ist nach meiner Auffassung keine passive Verlagerung des Chromatins durch den Sphäreeinfluß, . . . und endlich, wie ich aus umfangreichen Vergleichungen anderweitigen Materials schließe, überhaupt im wesentlichen eine durch Reagentienwirkung beeinflußte Verklumpung der ersten Stadien des feinfädigen Knäuels (loc. cit. p. 424).»

Quant à la critique des travaux de Schreiner, Benda déclare (p. 425): «Ich habe die Überzeugung gewonnen, daß die genannten Autoren eine unzutreffende Aufeinanderfolge der Stadien konstruiert haben.» C'est exactement l'opinion de Meves, exprimée indépendamment de cet auteur. Quant à l'explication que Benda donne de l'erreur de Schreiner, elle correspond à celle que j'ai donnée plus haut, avant d'avoir lu le travail de Benda.

Appendice II.

Ce n'est qu'après avoir reçu les premières épreuves de ce travail que j'ai eu connaissance de la note de Bugnion et Popoff, parue dans le Bibliographie anatomique, tome 16, fascicule 1, 1907 et intitulée: «La signification des faisceaux spermatiques».

De ce travail, je ne veux retenir que deux points: le premier concerne le rôle que ces auteurs font jouer aux cellules spermatiques multinucléées, à leurs «spermatogemmes», dans l'évolution des cellules séminales. Pour Bugnion et Popoff «les spermatogemmes sont une phase régulière du développement des éléments spermatiques (p. 36).» Si ces formations ont été longtemps méconnues ou ignorées, cela tiendrait à ce qu'elles sont plus visibles sur les frottis, méthode d'observation employée par Bugnion et Popoff, que sur les coupes.

J'avoue ne pas comprendre la raison de cette différence. Pour moi, comme pour tous les auteurs qui se sont occupés de spermatogénèse, les cellules multinucléées sont des éléments anormaux qui n'ont rien à voir dans l'évolution régulière des cellules séminales et dont la fréquence varie d'un testicule à l'autre. J'attribue à une simple coïncidence le fait que Bugnion et Popoff auraient trouvé plus de cellules multinucléées dans leurs frottis que dans leurs coupes, et si le nombre des ces images a été suffisamment grand pour leur faire croire à une phase régulière des éléments spermatiques, c'est

qu'ils avaient affaire à des testicules anormaux, ou fixés trop longtemps après la mort de l'animal. Quant à la description de Sappin-Trouffy (Division du noyau dans la spermatogénèse chez l'homme: C. R. Acad. des sciences, 1899), dans laquelle Bugnion et Popoff cherchent une confirmation de leurs théories, on jugera de sa valeur quand on saura que ces observations de Sappin-Trouffy ont été faites sur un testicule tuberculeux!

Un second point mérite d'être relevé. Bugnion et Popoff écrivent (p. 41 et 42): «Les spermatocytes des mammifères ne subissent, suivant nous, qu'une seule division réductrice . . . . .» Et en note ajoutent: «Cette assertion surprendra au premier abord. Elle semble en désaccord avec les observations de Platner, Boveri, Hertwig, Henking et autres histologistes réputés . . . . . Ayant examiné un grand nombre de coupes empruntées à divers mammifères, nous n'avons jamais réussi à découvrir dans les spermatocytes — fils une trace quelconque de division. Il suffit d'ailleurs de jeter un coup d'œil sur les planches les mieux dessinées (v. Ebner, Lenhossek, Regaud, Schönfeld) pour arriver à conclure que les spermatocytes dits de deuxième ordre n'ont aucun caractère bien accusé. Les auteurs dessinent des spermatocytes I (avant la cinèse), ils représentent des spermatides à diverses phases, mais aucune figure ne montre des spermatocytes II vraiment distincts. De même dans le texte. On s'étend avec complaisance sur les spermatocytes I et leurs nombreuses variétés, mais lorsque vient le tour des spermatocytes II, le tableau est achevé en quelques lignes. Ne serait-ce pas que les histologistes décrivent par acquit de conscience (pour la bonne règle) une espèce cellulaire qu'ils n'ont en réalité jamais réussi à observer?» [1].

Je conclus, pour ma part, de cette note que Bugnion et Popoff connaissent mal le testicule des mammifères. En 1888, v. Ebner a démontré a l'évidence que les spermatocytes du rat subissent deux divisions consécutives, et ses observations ont été confirmées par tous les auteurs qui après lui, se sont occupés de la spermatogénèse des mammifères: si les descriptions de ces auteurs manquent parfois de netteté, c'est qu'il s'agit en réalité de stades très fugaces et par conséquent difficiles à observer. Aidé par les travaux de mes devanciers, je crois avoir réussi à donner une description claire des deux divisions des spermatocytes chez le rat et avoir assigné à

[1] Cette phrase n'est pas soulignée dans l'original.

chacune de ces divisions, comme aux spermatocytes II, des caractères morphologiques très nets, et j'estime que tout auteur ayant étudié soigneusement le testicule du rat peut distinguer immédiatement les deux divisions l'une de l'autre, aussi bien qu'une spermatide d'un spermatocyte de second ordre.

Quant à la preuve que Bugnion et Popoff prétendent donner par le calcul de l'exactitude de leurs assertions, elle est dénuée de toute valeur. «Le volume de la spermatide, disent Bugnion et Popoff, se rapproche beaucoup plus de la moitié que du quart de celui du spermatocyte». D'abord, les cellules croissent après chaque division, au point qu'une spermatide peut parfaitement atteindre le volume d'un spermatocyte II. Ensuite, Bugnion et Popoff négligent de nous dire à quels stades ils ont fait leurs mensurations. Enfin, celles ci ne sont nullement convainquantes, puisque les auteurs avouent eux mêmes être incapables de distinguer une spermatide d'un spermatocyte II: comment savoir alors s'ils n'ont pas pris un spermatocyte II pour une spermatide? Si Bugnion et Popoff voulaient abandonner leur méthode de frottis, pour reprendre celle des coupes, la seule qui permette d'établir exactement la filiation des diverses générations de cellules séminales, et surtout étudier consciencieusement leurs coupes, ils reconnaitraient aisément qu'ils se sont trompés.

Index bibliographique.

1. Benda, C. 1885. Über die Spermatogenese der Säugetiere.
   —— 1886. Weitere Mitteilungen über die Spermatogenese der Sängetiere. Arch. für Anat. und Phys. Phys. Abt.
2. —— 1886. Über die Spermatogenese der Säugetiere und des Menschen. Berliner Klin. Wochenschrift. No. 26.
3. —— 1887. Zur Spermatogenese und Hodenstruktur der Wirbeltiere. Anat. Anz. 2.
4. —— 1887. Untersuchungen über den Bau des funktionierenden Samenkanälchens einiger Säugetiere und Folgerungen für die Spermatogenese dieser Wirbeltierklasse. Arch. f. mikr. Anat. XXX.
5. —— 1891. Neue Mitteilungen über die Entwicklung der Genitaldrüsen und über die Metamorphose der Samenzellen. Arch. f. Anat. u. Phys. Phys. Abt.
6. Bloch, J. 1874. Über die Entwicklung der Samenkörper des Menschen und der Tiere. Inaug. Diss. Prag.
7. Broman, J. J. 1900. Über Riesenspermatiden bei Bombinator igneus. Anat. Anz. 17.
8. Brown, H. H. 1885. On the spermatogenesis in the Rat. Quart. Journ. of Micr. Science. New Series. Vol. XXV.

9. v. Brunn. 1874. Über die Entwicklung der Samenkörper. Arch. f. mikr. Anat. XII.
10. Duesberg, J. 1907. Der Mitochondrial-Apparat in den Zellen der Wirbeltiere und Wirbellosen. I. Arch. f. mikr. Anat. 71.
11. v. Ebner, V. 1871. Untersuchungen über den Bau der Samenkanälchen und die Entwicklung der Spermatozoïden bei den Säugetieren und beim Menschen. Unters. aus dem Phys. und Hist. Institut in Graz.
12. v. Ebner, V. 1888. Zur Spermatogenese bei den Säugetieren. Arch. f. mikr. Anat. XXXI.
13. —— 1888. Nachtrag zur Spermatogenese bei den Säugetieren. Arch. f. mikr. Anat. XXXI.
14. —— 1899. Über die Teilung der Spermatocyten bei den Säugetieren. Sitz. Ber. d. Akad. d. Wiss. Wien. Math. nat. wiss. Klasse. CVIII. Abt 3.
15. Eisen, G. 1899. The Chromoplasts and the Chromioles. Biol. Centralbl. XIX.
16. —— 1900. The Spermatogenesis of Batrochoseps. Journ. of Morph. XVII.
17. Fick, R. 1905. Betrachtungen über die Chromosomen, ihre Individualität, Reduktion und Vererbung. Arch. f. Anat. u. Phys. Anat. Abt. Suppl.
17 bis. Fischer, A. Fixierung, Färbung und Bau des Protoplasmas. Jena. 1899.
18. Flemming, W. 1887. Neue Beiträge zur Kenntnis der Zelle. Arch. f. mikr. Anat. 29.
19. Grégoire, V. 1905. Les résultats acquis sur les cinèses de maturation dans les deux règnes. La Cellule. 22.
20. Heidenhain, M. 1893. Über die Centralkörpergruppe in den Lymphocyten der Säugetiere während der Zellenruhe und Zellenteilung. Verh. d. Anat. Gesell.
21. —— 1894. Neue Untersuchungen über die Centralkörper und ihre Beziehungen zum Kern und Zellenprotoplasma. Arch. f. mikr. Anat. 43.
22. Helmann. 1879. Über die Entwicklung der Spermatozoen der Wirbeltiere. Diss. Dorpat.
23. Henneguy, L. F. 1904. Les Insectes. Paris.
24. Hermann, F. 1889. Beiträge zur Histologie des Hodens. Arch. f. mikr. Anat. XXXIV.
25. —— 1898. Bemerkungen über die chromatoïden Körper der Samenzellen. Anat. Anz. XIV.
26. Hertwig, O. Allgemeine Biologie.
27. Janssens, F. 1905. Évolution des auxocytes mâles du Batrochoseps attenuatus. La Cellule. 22.
28. v. Kostanecki, K. 1892. Über Zentralkörperchen bei karyokinetischer Zellteilung. Anat. Hefte.
29. v. Lenhossek, M. 1897. Über Spermatogenese bei Säugetieren. Vorl. Mitt. Tübingen.
30. —— 1898. Untersuchungen über Spermatogenese. Arch. f. mikr. Anat. 51.
31. Lukjanow, S. 1898. Contribution à l'étude de la spermatogénèse chez la souris blanche. Arch. de sc. biol. St. Pétersbourg. VI.
32. Mac Clung, C. E. 1900. The Spermatocyte Divisions of the Acrididae. Kansas University Quarterly. 9.
33. Merkel, F. 1871. Über die Entwicklungsvorgänge im Innern der Samenkanälchen. Dubois Reymond's Archiv.
34. —— 1874. Erstes Entwicklungsstadium der Spermatozoïden. Untersuch. aus dem Anat. Institut zu Rostock.

35. Meves, Fr. 1896. Über die Entwicklung der männlichen Geschlechtszellen von Salamandra mac. Arch. f. mikr. Anat. 48.
36. —— 1899. Über Struktur und Histogenese der Samenfäden des Meerschweinchens. Arch. f. mikr. Anat. 54.
37. —— 1907. Die Spermatocytenteilungen bei der Honigbiene, nebst Bemerkungen über Chromatinreduktion. Arch. f. mikr. Anat. 70.
38. Meves, Fr. und Duesberg, J. 1907. Die Spermatocytenteilungen bei der Wespe (Vespa crabro L.). Arch. f. mikr. Anat. 71.
39. Montané. 1889. La Cytodiérèse dans le testicule du Rat. C. R. Soc. Biol.
40. Moore, J. E. S. 1893. Mammalian Spermatogenesis. Anat. Anz. 8.
41. —— 1894. Some points in the spermatogenesis of Mammalia. Internat. Monatschr. f. Anat. u. Phys. 11.
42. —— 1896. On the structural changes in the reproductive cells during the spermatogenesis of Elasmobranchs. Quart. Journ. of Micr. Se. 38.
43. Moore J. and Miss A. Embleton. 1906. On the synapsis in Amphibia. Proc. of the Royal Soc. of London. Vol. 77.
43. bis. Moore, J. and Walker. 1906. The maiotic Process in Mammalia. Liverpool University Reports.
44. Niessing, C. 1896. Die Beteiligung von Centralkörper und Sphäre am Anfbau des Samenfadens. Arch. f. mikr. Anat. 48.
45. Regaud, Cl. 1899a. Snr la morphologie de la cellule de Sertoli et sur son rôle dans la spermatogénèse des Mammifères. C. R. de l'ass. des Anat. Paris.
46. —— 1899b. Origine, renouvellement et structure des spermatogonies chez le rat. Verh. d. Anat. Gesell. Tübingen.
47. —— 1899c. Contribution à l'étude de la cellule de Sertoli et de la spermatogénèse chez les Mammifères. Bibliogr. Anat. VII.
48. —— 1899d. Notes sur la spermatogénèse des Mammifères. I et II. Bibliogr. Anat. VII.
49. —— 1900a. Note sur certaines différenciations chromatiques observées dans le noyau des spermatocytes du rat. C. R. Soc. Biol.
50. — 1900b. Les phases et les stades de l'onde spermatogénétique chez les Mammifères. C. R. Soc. Biol.
51. —— 1900c. Direction hélicoïdale du mouvement spermatogénétique dans les tubes séminifères. C. R. S. B.
52. —— 1901a. Pluralité des karyokinèses des spermatogonies chez les Mammifères. C. R. Soc. Biol.
53. —— 1901b. Division directe ou bourgeonnement du noyau des spermatogonies chez le rat. C. R. Soc. Biol.
54. —— 1901c. Etudes sur la structure des tubes séminifères et snr la spermatogénèse chez les Mammifères. I et II. Arch. d'Anat. micr. IV.
55. —— 1901d. Variations de la chromatine nucléaire au cours de la spermatogénèse. C. R. Soc. Biol.
56. —— 1901e. Sur le mode de formation des chromosomes pendant les karyokinèses des spermatogonies chez le rat. C. R. Soc. Biol.
57. Renson, G. 1882. De la spermatogénèse chez les Mammifères. Arch. de Biol. 3.
58. Schönfeld, H. 1900. La spermatogénèse chez le taureau. Com. prél. Bibl. anat. VIII.
59. —— 1901. Id. travail complet. Arch. de Biologie. XVIII.

60. Schreiner. A. u. K. E. 1904. Die Reifungsteilungen bei den Wirbeltieren. Anat. Anz. 24.
61. —— 1905. Über die Entwicklung der männlichen Geschlechtszellen von Myxine glutinosa. Arch. de Biol. 21.
62. —— 1905. Neue Studien über die Chromatinreifung der Geschlechtszellen. Arch. de Biologie. 22. 1.
63. —— 1906. Neue Studien über die Chromatinreifung der Geschlechtszellen. Arch. de Biologie. 22. 2.
64. Schweigger-Seidel. 1865. Über die Samenkörperchen und ihre Entstehung. Arch. f. mikr. Anat. 1.
65. Sertoli. 1866. Dell' esistenza di particolari cellule ramificate dei canaliculi seminiferi del testiculo umano.
66. Swaen et Masquelin. 1883. Études sur la spermatogénèse. Arch. de biol. IV.
67. La Valette St. George. 1865—1878. Die Spermatogenese bei den Säugetieren und dem Menschen. Arch. f. mikr. Anat. I, III, X, XII, et surtout XV.
68. Van Mollé, J. 1906. La spermiogénèse dans l'écureuil. La Cellule. 23.
69. Wilcox, E. V. 1901. Longitudinal and transverse divisions of chromosomes. Anat. Anz. XIX.
70. v. Winiwarter, H. 1900. Recherches sur l'ovogénèse et l'organogénèse de l'ovaire des Mammifères lapin et homme. Arch. de Biol. XVII.

Explication des figures.

Toutes les figures ont été exécutées au moyen de l'appareil à dessiner d'Abbe. Objectif apochromatique à immersion Zeiss 2 mm. ap. 1,30, oculaire 12. Projection à la hauteur de la platine du microscope. Éclairage à la lumière artificielle (bec Auer).

Technique: liquide de Flemming. Hématoxyline ferrique (v. Texte).

Figures 1—3: période de multiplication.

Fig. 1. Spermatogonie à noyau poussiéreux.

Fig. 2. Spermatogonie à noyau croûtelleux.

Fig. 3. Division indirecte d'une spermatogonie: plaque équatoriale vue du pôle, montrant la division longitudinale des chromosomes.

Figures 4—14: période d'accroissement.

Fig. 4. Jeune spermatocyte de premier ordre, immédiatement après la division qui lui à donné naissance: croûtelles et granulations chromatiques.

Fig. 5. Stade plus avancé: Les granulations chromatiques forment déja un réseau.

Fig. 6. Id. Réseau plus net.

Fig. 7. »Übergangsspermatogonie« de Lenhossek. Le réseau chromatique est formé: il n'y a plus de croûtelles. La membrane nucléaire est déponillée de chromatine. Idiozome.

Fig. 8. Le réseau chromatique devient plus lâche par épaississement de certaines travées. Idiozome et centrioles.

Fig. 9. Stade plus avancé: Les centrioles n'étaient pas visibles.

1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12
13
14
15
16
17
18
19
20
21
22
23
24
25
26
27
28
29
30
31
32
33
34
35
36
37
38

Fig. 10. Id. A droite, nucléole.

Fig. 11. Id. Id.

Fig. 12. La cellule s'allonge vers la lumière du tube séminifère. A gauche, nucléole et corps intranucléaire.

Fig. 13. Allongement plus marqué de la cellule et du noyau. A droite, nucléole et corps intranucléaire.

Fig. 14. Les travées de chromatine prennent un aspect plus homogène: transition vers le spirème. A gauche, nucléole et corps intranucléaire.

Figures 15 à 23: première division.

Fig. 15. Spirème présentant déjà des traces de dédoublement. En haut et à gauche, corps intranucléaire.

Fig. 16. Division longitudinale du spirème. En haut, corps intranucléaire. Plus bas, nucléole.

Fig. 17. Segmentation transversale. Les centrioles gagnent la périphérie de l'idiozome.

Fig. 18. Disparition de la membrane nucléaire. Groupement des chromosomes en demi cercle. En haut, idiozome.

Fig. 19. Les chromosomes (dont les moitiés sont agglutinées — partie profonde de la préparation —) se disposent autour du fuseau. En haut, idiozome (à gauche); nucléole (?) à droite.

Fig. 20. Plaque équatoriale vue de profil.

Fig. 21. Écartement des chromosomes filles. Dans le fuseau »Centralspindelkörperchen« de KOSTANECKI.

Fig. 22. Les cellules filles sont constituées. Première ébauche de la membrane nucléaire. Spindelrest.

Fig. 23. Télokinèse.

Figures 24 à 38: seconde division.

Fig. 24. Les noyaux repassent à l'état réticulé. Dans la cellule inférieure, à droite, centriole.

Fig. 25. Stade de repos. A droite, idiozome. A gauche, corps chromatoïde et deux centrioles entourés d'une faible irradiation.

Fig. 26, 27 et 28. Trois stades de la formation du spirème.

Fig. 29. Segmentation transversale du spirème.

Fig. 30. Prise au voisinage de la périphérie. Dans certains chromosomes primaires, la division longitudinale est visible.

Fig. 31. Disparition de la membrane nucléaire.

Fig. 32. Plaque équatoriale vue du pôle: division longitudinale des chromosomes (périphérie de la préparation). A gauche, idiozome; à droite, corps chromatoïde.

Fig. 33. Plaque équatoriale vue de profil. A gauche, corps chromatoïde.

Fig. 34 et 35. Écartement des chromosomes filles. A gauche, corps chromatoïde. »Centralspindelkörperchen« de KOSTANECKI.

Fig. 36. Anaphase.

Fig. 37. Première ébauche de la membrane nucléaire. Télokinèse.

Fig. 38. Jeunes spermatides.

Chromosomenstudien.

Von

Kristine Bonnevie

Kristiania).

Mit Tafel XI—XV und 2 Textfiguren.

Einleitung.

Während eines Aufenthaltes in Amerika, wo ich 1906—07 mit einem Stipendium der norwegischen Universität verschiedene biologische Institutionen besucht habe, wurde auch die Grundlage zu einer Reihe Untersuchungen über tierische und pflanzliche Chromosomen gelegt, deren Resultate im folgenden dargestellt werden sollen.

Zuerst möchte ich jedoch eine angenehme Pflicht erfüllen, indem ich hier sowohl der norwegischen Universität für die mir bewilligten Stipendien als auch den amerikanischen Forschern und Institutionen, die durch ihr außerordentlich freundliches Entgegenkommen meine Arbeit erleichtert und gefördert haben, meinen herzlichsten Dank ausspreche.

Vor allen bin ich Herrn Professor E. B. Wilson Dank schuldig, der mir in seinem Laboratorium an der Columbia-Universität, New York, nicht nur einen Arbeitsplatz, sondern auch viel wertvolles Material zu freier Benutzung überlassen hat. Ich kann ihm für das freundliche Interesse, mit welchem er meiner Arbeit gefolgt ist, und für seine unermüdliche Bereitwilligkeit, mir auch außerhalb derselben mit Rat und Tat behilflich zu sein, kaum dankbar genug sein. — Durch die Freundlichkeit des Herrn Professor Frank Lillie, Chicago, wurde mir die Gelegenheit geboten, an der marinen biologischen Station zu »Wood's Hole« meine Arbeit auch während der Sommerferien fortzusetzen. — Material verschiedener Art wurde mir im Laufe des Jahres von Professor T. H. Morgan, Professor J. H. McGregor, Dr. U. Yatsu, Columbia-Universität, sowie von Professor

Ch. Lefevre, Missouri, freundlichst überlassen. — Auch die Professoren der Physik, W. Hallock, A. Wills und M. Maltby sind mir bei der Anordnung später zu besprechender Experimente in freundlichster Weise behilflich gewesen. — Allen diesen Forschern möchte ich meinen herzlichsten Dank aussprechen.

I. Chromosomen von Ascaris, Allium und Amphiuma. Ein Beitrag zur Lehre der Chromosomenindividualität.

(Mit Tafel XI—XV und 2 Textfiguren.)

Meine Befunde an *Nereis limbata* (Bonnevie 1907) haben gezeigt, daß in den Furchungsteilungen dieser Art mehrere der für die Reifungsteilungen als charakteristisch betrachteten Merkmale wieder zutage treten. — Es folgt daraus wieder, daß eine Lösung der Reifungsfragen erst dann erhofft werden kann, wenn auch die vegetative Mitose günstiger Objekte ebenso eingehend untersucht worden ist, wie es mit den Reifungsteilungen der Fall ist. Erst dann läßt sich mit Sicherheit entscheiden, welche Charaktere den letzteren eigen sind und so mit der Zahlenreduktion der Chromosomen in Verbindung gesetzt werden können, und welche auf der andern Seite in der allgemeinen Mechanik der Zellteilung ihre Erklärung suchen müssen.

Von diesem Gedanken geleitet, habe ich im vorigen Winter auf vegetative Mitosen verschiedener Objekte mit großen Chromosomen meine Aufmerksamkeit gerichtet. Ich habe dabei bald gefunden, daß auf diesem Gebiete trotz der klassischen Untersuchungen früherer Forscher (Flemming, Van Beneden, Rabl, Boveri) noch manche Fragen ihre Beantwortung erwarten; auch habe ich in den Chromosomen vegetativer Zellen eigentümliche Strukturen vorgefunden, die früher nicht beschrieben worden sind, und die zu einer Klarlegung der sich in ihrem Lebenscyklus abspielenden Prozesse wesentlich beitragen.

Ich habe zuerst die mir gebotene Gelegenheit benutzt, einige Herrn Professor E. B. Wilson gehörige Demonstrationspräparate von *Ascaris megalocephala* genau zu studieren. — Zur Nachprüfung meiner hier gewonnenen Resultate habe ich aus später zu erörternden Gründen die Chromosomen der Wurzelspitze von *Allium cepa* erwählt. Endlich wurden mir auch durch die Freundlichkeit des Herrn Professor J. H. Mc'Gregor einige *Amphiuma*-Präparate zur Verfügung gestellt, in welchen ich das Verhalten der Chromosomen während der Interkinese zwischen beiden Reifungsteilungen untersucht habe.

Eine vorläufige Mitteilung meiner Resultate wurde im August 1907 auf dem Zoologenkongreß zu Boston veröffentlicht; bei derselben Gelegenheit wurde auch eine Reihe meiner Präparate für die Mitglieder des Kongresses demonstriert. — Meine Resultate werden bei der Beschreibung in der folgenden Weise gruppiert:

Kap. A.: **Chromosomen der Mitose.**
Ascaris megalocephala.
Allium cepa.
Diskussion der Teilungsstrukturen.

Kap. B.: **Chromatinstrukturen des Kerns.**
Furchungskerne von *Ascaris megal.*
Kerne der Wurzelspitze von *Allium cepa.*
Interkinese von *Amphiuma sp.*?
Diskussion der Kernstrukturen.

Kap. C.: **Individualität der Chromosomen.**

Kap. A.: Chromosomen der Mitose.

Ascaris megalocephala, bivalens. (Taf. XI.)

Ich habe meine Untersuchung der Furchungsteilungen bei *Ascaris megal.* mit einem Stadium angefangen, wo in dem oberflächlich gelegenen Chromatingerüst der Vorkerne die jungen Chromosomen als vielfach gewundene, dünne Fädchen zuerst zum Vorschein kommen (Fig. 1—2).

Wie schon von Herla (1895) beschrieben, läßt sich in diesen Fädchen nicht selten eine deutliche Längsspaltung wahrnehmen (Fig. 2), die bei der fortschreitenden Kontraktion der Chromosomen eine Zeitlang immer deutlicher hervortritt (Fig. 3). — Man glaubt hier zuerst, eine verfrühte Teilung der Chromosomen vor Augen zu haben; die weitere Entwicklung zeigt aber, daß eine solche Deutung nicht ohne weiteres berechtigt ist.

Die in der frühen Prophase deutlich getrennten Längshälften der Chromatinfädchen verschmelzen nämlich nach und nach wieder miteinander, so daß die Chromosomen zur Zeit ihrer Einstellung in die Äquatorialplatte als morphologische Einheiten ohne Spur einer herannahenden Teilung zum Vorschein kommen (Fig. 4—9). — Auf Querschnittsbildern der Chromosomen läßt sich diese Verschmelzung mit völliger Sicherheit konstatieren. Die abgeflachten, aus zwei getrennten Hälften bestehenden Querschnitte der frühen Prophase (Fig. 3) gehen

in circuläre über (Fig. 4, 8), in denen eine Längsteilung sich nicht mehr nachweisen läßt.

Eine Betrachtung der Chromosomen von der Seite wird in betreff dieser Frage keinen sicheren Aufschluß geben können, indem hier während der ganzen Prophase die dunklen Außenränder der bandförmigen Chromosomen von einer helleren Mittellinie getrennt erscheinen, die beim ersten Anblick als mit der früheren Längsspalte identisch betrachtet werden könnte.

Das Auftreten dieser hellen Linie in den auf Querschnitten ganz einheitlich erscheinenden Chromosomen findet in der inneren Struktur der letzteren eine Erklärung. Die Querschnittsbilder zeigen nämlich, daß die am meisten chromatische Substanz der Chromosomen oberflächlich angeordnet ist, während das Innere von einer heller gefärbten Substanz gebildet wird; in seitlicher Ansicht wird bei dieser Anordnung die färbbare Substanz auf beiden Rändern eines Chromosoms in einer dickeren Lage gesehen als in der Mitte, wodurch eine Längsspalte vorgetäuscht werden kann.[1])

Die Längsteilung der Chromosomen wird nach ihrer Einstellung in die Äquatorialplatte bald eingeleitet; dieser Teilungsprozeß wird von einer Reihe äußerer und innerer Veränderungen der Chromosomen, die im folgenden näher betrachtet werden sollen, begleitet.

Die äußeren Umbildungen der Chromosomen sind schon von Boveri (1888, S. 56) in folgender Weise beschrieben worden: »Während jeder Faden anfänglich in ganzer Ausdehnung den gleichen kreisförmigen Querschnitt aufweist, macht sich bei fortschreitender Verkürzung eine Änderung bemerkbar derart, daß nur die Enden der Elemente auf kürzere oder längere Strecke diesen Querschnitt bewahren, der mittlere Abschnitt dagegen die Form eines Bandes annimmt.«

Meine Resultate der äußeren Formveränderungen der *Ascaris*-Chromosomen stimmen mit dieser Darstellung Boveris völlig überein; auch ihre inneren Veränderungen scheinen mit diesen äußeren in ursächlicher Verbindung zu stehen.

Schon in der späten Prophase (Fig. 8) läßt sich im Centrum des cirkelförmigen Chromosomenquerschnittes ein dunkler Punkt wahr-

[1]) Die hier beschriebene Struktur der Chromosomen in der späten Prophase wurde schon von van Beneden (1883) wahrgenommen und in den folgenden Worten beschrieben: (Pag. 543) «— — la substance chromatique se porte à la péripherie, la substance intermédiaire s'accumule dans la cavité virtuelle délimitée par la couche chromatique corticale».

nehmen. — Das Auftreten eines solchen Punktes auf jedem Chromosomenquerschnitt — auch wenn ein und dasselbe Chromosom durch mehrere Schnitte hindurch verfolgt wird — deutet darauf hin, daß diese Punkte selbst Querschnitte einer im Innern des Chromosoms und in seiner ganzen Länge verlaufenden Achse repräsentieren. In schräg geschnittenen Chromosomen sowie auf Flächenbildern scheint eine solche Achse auch nicht selten als kontinuierliche Linie hervorzutreten (Fig. 9); doch sind bei der gewölbten Oberfläche der Chromosomen solche Bilder kaum einwandfrei, und nur die Querschnittsbilder lassen sich für eine Untersuchung der inneren Strukturen der Chromosomen benützen. — Ohne hier eine Deutung dieser Strukturen zu versuchen, werde ich sie im folgenden so beschreiben, wie sie mir in den Präparaten vor Augen gekommen sind[1]).

Von dem hier besprochenen Stadium an, wo die Chromosomen in die Äquatorialplatte eben eingestellt sind, werden ihre Querschnitte fortwährend verändert. Diese Veränderungen stehen teils mit der schon oben besprochenen Formveränderung des Mutterchromosoms in Verbindung, wobei also nur der mittlere Teil des Chromosoms in Frage kommt, teils sind sie als Begleiterscheinungen der Chromosomenteilung zu betrachten. — Wie die Teilung, so beginnen auch die inneren Veränderungen der Chromosomen zuerst in ihrem mittleren Teil; von dieser Stelle schreiten sie dann allseitig gegen die peripher gelegenen freien Enden der Chromosomen vor. Wenn daher auf einem Schnitte zwei Querschnitte eines Chromosoms vorhanden sind, wird man sehr oft finden, daß diese beiden unter sich verschieden sind, und zwar so, daß der dem Centrum der Äquatorialplatte am nächsten gelegene Querschnitt ein weiter fortgeschrittenes Stadium repräsentiert als der mehr peripher gelegene.

Die erste Veränderung des noch circulären Querschnittes besteht darin, daß um die Chromosomenachse herum ein rechtwinkliges Kreuz zum Vorschein kommt (Fig. 10), von dessen Armen ein Paar äquatorial, das andere polar gerichtet ist. — Dieser inneren Veränderung des Chromosomenquerschnittes folgt bald auch eine äußere nach, indem an den vier Punkten, wo die Arme des Kreuzes an die Oberfläche des Chromosoms heranreichen, die letztere eingebuchtet wird (Fig. 11 rechts). Dadurch wird (im mittleren Teil der Chromosomen)

[1]) Es ist mir bei der Untersuchung dieser winzigen Strukturen eine große Stütze gewesen, daß ich Gelegenheit gehabt habe, die verschiedenen Stadien einem so erfahrenen Forscher wie Herrn Professor E. B. Wilson zu demonstrieren.

die cylindrische Gestalt in eine vierseitig prismatische umgebildet. — Nachdem dies erreicht worden ist, schwinden die Arme des achsialen Kreuzes wieder, und im Innern des quadratischen Querschnittes ist nunmehr nichts als die Chromosomenachse sichtbar (Fig. 12). Die Achse zeigt sich aber auf diesem Stadium nicht mehr einfach punktförmig, sondern in polarer Richtung verlängert; in den meisten Fällen wird sie auf Querschnitten in Form eines kleinen Striches vorgefunden, zuweilen scheint sie aber auch in zwei winzige Punkte mit oder ohne Verbindungsstrang zerlegt (Fig. 12, 14).

Vor der Längsteilung des Chromosoms wird der quadratische Querschnitt noch in einen rechtwinkligen verändert, und zwar so, daß die Länge des Querschnitts in polarer Richtung zuletzt etwa doppelt so groß wird als in äquatorialer (Fig. 15).

Die Längsteilung der *Ascaris*-Chromosomen ist von Boveri (1888, S. 112) mit den folgenden Worten beschrieben worden: »Die Spaltung wird dadurch eingeleitet, daß sich in der Mitte jeder Breitseite einer Schleife in deren ganzer Länge eine Furche ausbildet, wodurch der Querschnitt, der vorher stäbchenförmig war, nun biskuitförmig eingeschnürt erscheint.«

Bilder wie die hier von Boveri beschriebenen habe auch ich oft vorgefunden (Fig. 16—18). Sie sind aber nicht die einzigen, die im Augenblick der Chromosomenteilung zum Vorschein kommen, und Bilder wie Fig. 18 (rechts) und Fig. 19 deuten darauf hin, daß auch während der Teilung ein Unterschied zwischen dem rechtwinkligen mittleren Teil der Chromosomen und ihren cylinderförmigen Endstücken besteht. Während in den letzteren der zu einem Oval ausgezogene Querschnitt biskuitförmig eingeschnürt und zuletzt völlig durchschnitten wird, scheint die Längsteilung der mittleren Chromosomenabschnitte, wie es im folgenden gezeigt werden soll, durch eine innere Umordnung ihrer Teile und einen durch dieselbe bewirkten Zerfall bewerkstelligt zu werden.

Wir haben die Chromosomenachse auf einem Stadium verlassen, wo sie in den noch ungeteilten Chromosomen eine polare Verlängerung oder eine Teilung in zwei Tochterachsen erlitten hatte. Bei der Längsteilung der Chromosomen kommen die beiden Tochterachsen in je ein Tochterchromosom zu liegen (Figg. 16, 17, 18, 20), in ihren Endstücken als einfache Centren der circulären Querschnitte (Fig. 20, oben), in den mittleren Teilen dagegen als Grundlage der Bildung achsialer Kreuze, demjenigen völlig entsprechend, der im Mutterchromosom schon zum Vorschein trat (Fig. 18 rechts).

Jedes Tochterchromosom scheint durch diese innere Kreuzbildung in vier parallele Längsteile zerlegt. Zur Zeit der Trennung der Tochterchromosomen scheinen diese Längsteile sich auch wirklich vollständig gegeneinander abzurunden, so daß jedes Tochterchromosom eine deutliche Tetradenstruktur zeigt (Fig. 16, 17, 19).

Das Mutterchromosom wird durch die hier beschriebenen Vorgänge in acht Längsteile zerlegt, deren gegenseitige Entfernung zwar sehr gering, aber überall ganz gleichmäßig erscheint. Bald zeigt es sich jedoch, daß je vier von ihnen enger zusammengehören, indem auf jeder Seite des Äquators eine solche »Vierergruppe« als ein Tochterchromosom dem Spindelpol genähert wird. Während dieser Zeit geschieht auch ein Zusammenfluß der vier Längsteile jedes Tochterchromosoms, zuerst zu zweien und in einer solchen Weise, daß die noch übriggebliebene Längsspalte mit dem Äquatorialplan einen rechten Winkel bildet (Fig. 20 unten), — später schwindet in den meisten Fällen auch diese Spalte. Ausnahmsweise läßt sie sich jedoch noch bis spät in die Anaphase (Fig. 22), ja sogar in die Telophase (Fig. 25) hin verfolgen.

Bei dem verschiedenen Verhalten der Chromosomenenden und der mittleren Teile der Chromosomen muß man natürlich auch erwarten, zuweilen Querschnitte vorzufinden, die einen Übergang zwischen beiden repräsentieren. Als solche habe ich die in Fig. 21 abgebildeten, der Anaphase einer späteren Furchungsteilung zugehörigen Chromosomenquerschnitte gedeutet.

Zuletzt möchte ich hier auch noch die beiden in Fig. 4 und 13 abgebildeten Chromosomen kurz besprechen. Sie sind sicherlich nicht als naturgetreue Bilder der lebenden Chromosomen, sondern vielmehr als Kontraktionsprodukte der Fixation zu betrachten. Doch ist es von Interesse, daß dabei keine zufällig zerstreuten Chromatinansammlungen gebildet worden sind, sondern daß die Kontraktion zu Linien gebunden ist, die wieder von den wirklichen Strukturverhältnissen der Chromosomen bestimmt scheinen. In den einfach längsgespaltenen Chromosomen der Prophase (Fig. 4) wird das Chromatin auf zwei Linien zurückgezogen, in der Metaphase dagegen auf vier den Ecken eines vierseitigen Prismas bildenden Linien (Fig. 13).[1])

[1]) In ähnlicher Weise würde man vielleicht auch die im obigen beschriebene Längsspaltung der Chromosomen in der Prophase, ihre Tetradenstruktur in der Metaphase und wieder die Längsspalte der Anaphase als Kontraktionszustände erklären, die das Aussehen der lebenden Chromosomen nicht korrekt wiedergeben. Ich könnte eine solche Behauptung keineswegs verneinen; niemand hat

Es wurde schon oben erwähnt, daß eine Längsspalte der in den Vorkernen zum Vorschein tretenden Chromosomen von HERLA (1895) zuerst beschrieben worden ist.

Eine Längsspalte der Chromosomen in der Anaphase ist auch früher beschrieben worden. Schon 1883 hat VAN BENEDEN ausnahmsweise die Chromosomenenden dieses Stadiums in etwa doppelter Zahl vorgefunden. Er deutet dies Bild, zwar nur mit Vorbehalt, als ein Zeichen, daß die Tochterchromosomen (S. 559) »peuvent se diviser longitudinalement en deux cordons parallèles.«

In seiner später (1887) folgenden Arbeit spricht VAN BENEDEN wieder von einer »division longitudinale des anses secondaires, (qui peut déjà se produire à la fin de la métakinèse.«

Auch HERLA (1895) hat eine »division secondaire« der Tochterchromosomen wahrgenommen, die er mit der von VAN BENEDEN erwähnten Längsteilung identifiziert. — Eine solche Identifizierung scheint mir jedoch auf Grundlage der vorliegenden Beschreibungen nicht sicher begründet zu sein; auch läßt es sich kaum mit Sicherheit entscheiden, ob eine oder beide hier erwähnten Spalten mit der im obigen von mir beschriebenen Längsspalte der Tochterchromosomen als identisch betrachtet werden können. HERLA konnte in seinen Präparaten erst »au moment ou le noyau va se reconstituer« eine Verdoppelung der Tochterchromosomen wahrnehmen, und seine Beschreibung deutet in mehreren Beziehungen darauf hin, daß er eine Telophasenstruktur vor Augen gehabt hat, und nicht eine wirkliche Längsspalte der Chromosomen. — Die von VAN BENEDEN besprochene Längsteilung der Tochterchromosomen tritt dagegen schon in der Anaphase zum Vorschein, wie es auch in meinen Präparaten der Fall ist, und eine Identität beider Spalten ist hier nicht ausgeschlossen.

Nur habe ich nie eine auch nur annähernd so weite Spreizung der Teilhälften gefunden, daß sie, wie von VAN BENEDEN beschrieben, eine Verdoppelung der Zahl der Chromosomenenden vortäuschen könnte.

---

wohl bis jetzt die lebenden Chromosomen der *Ascaris*-Eier untersuchen können. Das Auftreten jeder dieser Erscheinungen auf einem gesetzmäßig bestimmten Stadium der Mitose zeigt jedoch, daß sie, wenn auch nicht naturgetreue Wiedergaben der lebenden Chromosomen, doch jedenfalls immer charakteristische Ausdrücke eines inneren Spannungszustandes dieses Stadiums repräsentieren. — In den mir zur Verfügung stehenden Präparaten, die von allen Stadien außerordentlich klare Bilder enthalten, traten die oben besprochenen Strukturen sehr deutlich zum Vorschein, und zwar so oft, als die betreffenden Stadien überhaupt vorgefunden wurden.

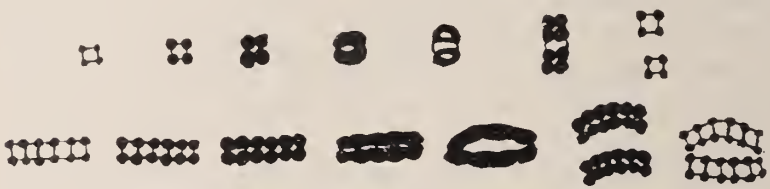
Allium cepa. (Tafel XIII—XIV.)

Die eigentümlichen Teilungsvorgänge der *Ascaris*-Chromosomen — das Auftreten einer sich teilenden Chromosomenachse und die Tetradenstruktur der Tochterchromosomen — diese Vorgänge stehen, so weit mir bekannt, in der zoologischen Cytologie bis jetzt noch ganz vereinzelt da.

Beim Durchsuchen der botanischen Literatur glaubte ich jedoch in den von Merriman (1904) beschriebenen Teilungen der *Allium*-Chromosomen zuerst ähnliche Verhältnisse vor mir zu haben.

Der Teilungsvorgang der Chromosomen in den Wurzelspitzen von *Allium* wird von Merriman durch eine schematische Abbildung (Text-Fig. A dieser Abhandlung) illustriert, die mit den von mir in

Fig. A.



Teilung der Chromosomen in *Allium* (nach Merriman).
In der oberen Reihe sind Querschnitte der Chromosomen dargestellt, in der unteren sind sie in seitlicher Ansicht abgebildet.

Ascaris gefundenen Teilungsvorgängen gewisse Berührungspunkte zeigt.

Die Chromosomen sind nach Merriman durch Verschmelzung einer Reihe selbständiger Ringe entstanden, deren jeder in Wirklichkeit eine Gruppe von vier Chromatinkörnchen repräsentiert. — Die so entstandenen röhrenförmigen Mutterchromosomen werden in der Metaphase längsgeteilt, und jedes Tochterchromosom (S. 196) »presents exactly the same appearance as that of the mothersegment of the spireme, the only difference being that of size. After the splitting the chromatin closes up to form again the rings, thus making the tubular structure of the daughter chromosomes of the spireme«, — und weiter: »the disintegration of the rings into tetrads proceeds with the drawing apart of the chromosomes and with the beginning of their passage toward the poles.«

Diese Darstellung Merrimans von röhrenförmigen Chromosomen, die sich in Tetraden auflösen, zeigt mit den in den *Ascaris*-Chromosomen gefundenen Verhältnissen eine oberflächliche Ähnlichkeit, so

groß, daß mir ein auf eigner Erfahrung begründeter Vergleich geboten schien.

Schon durch ein näheres Studium von Merrimans Tafeln verliert jedoch ihre schematische Darstellung an Wert. Die Figuren nämlich, auf die die Verfasserin in ihrer Beschreibung hinweist (Figg. 13, 16, 32, 33, 37, 38), geben alle nur eine sehr spärliche Illustration ihrer Schlüsse; man findet in der Tat auf den Tafeln kein Zeichen, daß sie die Chromosomen im Augenblick ihrer Teilung auch wirklich studiert habe.

Durch eigne Untersuchung über die Chromosomenteilung in *Allium* bin ich dann auch zu dem Resultat gekommen, daß zwischen *Ascaris* und *Allium* eine fundamentale Ähnlichkeit zwar besteht, — daß sie aber in Merrimans Befunden nicht zum Ausdruck gekommen ist, und daß die in ihrer schematischen Abbildung zufällig ausgedrückte Ähnlichkeit keine tatsächliche Grundlage hat.

Auf Merrimans Beschreibung der Pro- und Telophasenstrukturen der *Allium*-Chromosomen werde ich im zweiten Abschnitt dieser Abhandlung zurückkommen.

Wurzelspitzen von *Allium cepa* wurden von mir in verschiedener Weise fixiert (in Picrin-Essigsäure, Bouins Picro-Formalin, Gilsons, Hermanns und Flemmings Flüssigkeiten), in Quer- und Längsschnitten vom 1—5 μ Dicke zerlegt und mit Saffranin oder mit Eisenhämatoxylin gefärbt. Die besten Resultate habe ich nach Fixation mit Flemmingscher Flüssigkeit gewonnen. — In Übereinstimmung mit den von Kellicott (1904) gemachten Beobachtungen habe ich in Wurzeln, die am Abend (10—11 Uhr) fixiert worden waren, die größte Anzahl Teilungsbilder vorgefunden.

Die Chromosomen der *Allium*-Kerne liegen schon lange vor der Auflösung der Kernmembran als kontinuierliche, voneinander getrennte Fädchen vor. Ihre Anordnung im Kern scheint von der Dauer der vorhergehenden Ruheperiode abhängig zu sein. In Wurzeln, die zur Zeit ihrer maximalen Teilungswirksamkeit fixiert worden sind, zeigen die Chromosomen in sehr vielen Kernen eine ähnliche Anordnung wie in der Telophase; sie sind mehr oder weniger regelmäßig V-förmig gebogen, mit beiden Enden gegen die Schwesterzelle hin gerichtet (Fig. 48—52). Zu andern Zeiten, wenn die Teilungen nicht mehr so lebhaft vor sich gehen, zeigen die Chromosomen in der Prophase eine weniger regelmäßige Anordnung (Fig. 67—70), und nur relativ selten

treten hier Kerne zum Vorschein, in denen eine V-förmige Biegung der Chromosomen deutlich nachweisbar ist (Fig. 65).

Die achromatische Spindel ist während ihrer Entwicklung der Kernmembran dicht anliegend, und bei der Auflösung der letzteren kommen die relativ sehr großen Chromosomen mit der Spindeloberfläche in direkte Berührung. — In den vielen Fällen, wo die Chromosomen ihre regelmäßige Anordnung noch bewahrt haben (Fig. 51, 52) scheinen sie hier für eine mediane Befestigung auf die Spindel unmittelbar bereit zu liegen, indem die Winkel der V-förmigen Chromosomen dem Äquator der Teilungsfigur zugewendet sind.

Auffallend ist es daher, daß viele Chromosomen bei der Auflösung der Kernmembran ihre V-förmige Biegung aufgeben, indem sie sich weit ausbreiten und eine den Spindelfasern parallele Anordnung annehmen (Fig. 53, 54). — Erst nachdem sie eine Zeitlang in ganzer Länge die Spindeloberfläche berührt haben, lösen sie sich wieder von derselben los, um mit medianer Insertion ihre Stellung in der Äquatorialplatte einzunehmen (Fig. 55), wo dann zuletzt die Trennung der schon deutlich erkennbaren Tochterchromosomen stattfindet.

Wie in *Ascaris*, so läßt sich auch in *Allium* schon in der frühen Prophase eine Längsspaltung der Chromosomen deutlich nachweisen (Fig. 67—68); die beiden Längshälften können zuweilen so weit voneinander entfernt und in solcher Weise umeinandergewunden sein, daß sie an die so oft beschriebenen Verhältnisse aus der Prophase der ersten Reifungsteilung auffallend erinnern (Fig. 68). — Wie in *Ascaris*, geschieht aber auch hier in der späteren Prophase eine Annäherung beider Längshälften (Fig. 69—71), so daß die Chromosomen zur Zeit der Auflösung der Kernmembran als völlig einheitliche Gebilde erscheinen (Fig. 51—52).

Nur Querschnittsbilder der Chromosomen können auf diesem Punkte sichere Aufschlüsse geben. Sie werden, in Übereinstimmung mit der oben besprochenen Einstellung der Chromosomen längs der Spindeloberfläche, am häufigsten auf Querschnitten der ganzen Wurzelspitze vorgefunden, und sie zeigen klar genug, daß die Annäherung der Längsteile der jungen Chromosomen nicht nur zur Berührung sondern zu völliger Verschmelzung führt.

Es tritt nämlich auf den Querschnitten eine innere Differenzierung der Chromosomen zum Vorschein, derjenigen völlig entsprechend, die auch in den *Ascaris*-Chromosomen die Teilung einleitet, indem ein dunkler Rand den helleren Innenraum des Querschnittes umgibt (Fig. 71—72). Die Differenzierung geht nur schritt-

weise vor sich, und der Farbenunterschied ist auf früheren Stadien weniger auffallend als auf späteren (vgl. Fig. 71—73).

Es ist hier von Bedeutung, daß die dunkel gefärbte Oberflächenschicht der Chromosomenquerschnitte kontinuierlich verläuft, und daß so die frühere Längsspaltung der Chromosomen in der späten Prophase nicht mehr nachweisbar ist.

Gleichzeitig mit der hier besprochenen Differenzierung tritt auch — wie in *Ascaris* — im Centrum jedes Querschnittes eine Chromosomenachse zum Vorschein (Fig. 71—72). — Sie läuft bei der Chromosomenteilung ähnliche Veränderungen durch wie in den Endstücken der *Ascaris*-Chromosomen. Während die Achse in zwei Tochterachsen zerlegt wird, schnürt sich der ovale Chromosomenquerschnitt biskuitförmig ein (Fig. 73, 73*a*), und zwar so, daß beide Tochterachsen in je ein Tochterchromosom zu liegen kommen. — Die innere Struktur des Mutterchromosoms geht dabei direkt auf die beiden Tochterchromosomen über; in der frühen Anaphase läßt sich daher auf dem eikelförmigen Querschnitt der letzteren (Fig. 56, 74) eine dunkle Oberflächenschicht von einem helleren Innenraum, in dessen Mitte die Chromosomenachse noch sichtbar ist, unterscheiden.

Diskussion der Teilungsstrukturen.

Bei einer Diskussion der in meinen *Ascaris*- und *Allium*-Präparaten sichtbaren Strukturen der Chromosomenquerschnitte muß wohl die Möglichkeit zuerst in Betracht gezogen werden, daß hier irgendwelche durch Fixierung oder Färbung entstandene Kunstprodukte vorliegen.

Eine Chromosomenachse könnte ja z. B. als Folge einer konzentrischen Abfärbung der Eisenhämatoxylinpräparate vorgetäuscht worden sein. Daß dies hier nicht der Fall ist, wird aber durch das Vorhandensein einer tiefschwarzen Oberflächenschicht derselben Chromosomenquerschnitte sicher bewiesen. — Als eine Fehlerquelle möchte dann auch das hohe Alter der von mir zuerst benutzten *Ascaris*-Präparate, die schon seit mehr als 10 Jahren von Herrn Professor E. B. Wilson als Demonstrationspräparate benutzt worden sind, betrachtet werden; während dieser Zeit könnten vielleicht irgend welche ihrer Natur nach unbekannte Färbereaktionen stattgefunden haben.

Um auch auf diesem Gebiete sicher zu sein, habe ich, nach völliger Entfärbung, ein *Ascaris*-Präparat zum zweitenmal in Hämatoxylin gefärbt und diesmal die in Eisenalaun erfolgende Differenzierung des Präparates fortwährend unter dem Mikroskop verfolgt.

Ich habe dann überall dieselben Strukturen hervortreten sehen, die auch früher gefunden wurden; nur ist es mir nicht gelungen, die Kontraste der Querschnittstrukturen so scharf hervortreten zu lassen, wie es in der alten Färbung der Fall war. — Es mag daher wohl sein, daß das hohe Alter der Präparate mit einer im Laufe der Jahre stattgefundenen langsamen Differenzierung für das Sichtbarmachen der inneren Strukturen der Chromosomen von Bedeutung gewesen ist; daß diese Strukturen aber durch eine solche Differenzierung nicht hervorgerufen sind, wird durch ihr Wiederauftreten bei der Umfärbung der *Ascaris*-Präparate und noch mehr durch ihr Auftreten in den frisch fixierten und in verschiedener Weise gefärbten *Allium*-Präparaten bewiesen.

Als eine noch nicht beseitigte Fehlerquelle möchte ich hier auch die Möglichkeit erwähnen, daß die winzigen Chromosomenquerschnitte während der Präparation aus irgend einem Grunde linsenförmig aufgequollen sind; ihre inneren Strukturen möchten dann vielleicht auf Lichtbrechungsphänomene zurückzuführen sein, die bei geeigneten optischen Hilfsmitteln wieder schwinden würden. — Bis diese Frage entschieden werden kann, und mit dem Vorbehalt, auf dieselbe später zurückzukommen, glaube ich jedoch die achsialen Strukturen der Chromosomen als Ausdrücke wirklicher zur Zeit der Chromosomenteilung eintretender Differenzierungsprozesse behandeln zu dürfen. — Natürlich lassen sich bei dieser Sachlage aus der Existenz solcher Strukturen nur mit der größten Vorsicht weitere Schlüsse ziehen.

Ein Vergleich zwischen *Ascaris* und *Allium* zeigt, daß diese beiden Formen in betreff der inneren Teilungsvorgänge ihrer Chromosomen in wesentlichen Punkten übereinstimmen.

In beiden Arten geschieht in der späten Prophase eine Verschmelzung zweier auf früheren Stadien deutlich getrennter Längsteile der Chromosomen.

In beiden Arten findet nach dieser Verschmelzung eine innere Differenzierung der Chromosomen statt, indem eine dunkle Oberflächenschicht von dem helleren Innenraum, in dessen Mitte eine Chromosomenachse zum Vorschein kommt, getrennt wird.

Bei der Teilung der Chromosomen kommen auch in beiden Arten übereinstimmende Bilder zum Vorschein. Die Chromosomenachse wird in zwei Tochterachsen zerlegt, von denen je eine in jedes Tochterchromosom zu liegen kommt. — Die Längsteilung geschieht in den *Allium*-Chromosomen sowie in den Enden der *Ascaris*-

Chromosomen durch eine biskuitförmige Einschürung des ovalen Querschnittes eines Mutterchromosoms — im mittleren Teil der *Ascaris*-Chromosomen wird sie dagegen durch äußere Formveränderungen der Chromosomen kompliziert.

Diese durchgehende Übereinstimmung der Chromosomenteilung in zwei systematisch so weit entfernten Formen wie *Ascaris* und *Allium* erlaubt uns, in den sich hier abspielenden Vorgängen den Ausdruck einer weit verbreiteten Teilungsmechanik der Chromosomen zu erblicken.

Eine Lösung der vielen mit der Chromosomenteilung in Verbindung stehenden Fragen ließe sich wohl bei einem ersten Versuch, in diese Geheimnisse hineinzudringen, kaum erwarten. — Meine Befunde können aber wohl dazu beitragen, unsern früher ganz im Blauen schwebenden Vorstellungen der Chromosomenteilung eine mehr konkrete Form zu geben und eine Reihe Fragen zu stellen, deren Beantwortung aber erst durch eine vergleichende Untersuchung der Chromosomen auch anderer Formen erreicht werden kann.

Bei einer Betrachtung der Chromosomenquerschnitte mit ihren von der Pro- bis zur Anaphase durchlaufenen Veränderungen wird man kaum umhin können, diese Bilder mit den sich teilenden Centrosomen zu vergleichen. Die Achse spielt auf dem Chromosomenquerschnitt genau dieselbe Rolle wie im Centrosom das Centriol — und es liegt sehr nahe, für beide Strukturen auch eine ähnliche Bedeutung anzunehmen, indem man sie als die Teilungsorgane (Boveri) oder ich möchte lieber sagen, als Ausdrücke des Teilungsmechanismus ihrer Muttergebilde betrachtet.

Die Chromosomenachse läßt sich nur auf den um die Teilung sich gruppierenden Stadien nachweisen; sie tritt in der späten Prophase zum Vorschein, um nach erfolgter Chromosomenteilung wieder unsichtbar zu werden. Auch das Verhalten der Chromosomen im Kern (siehe zweiter Abschnitt dieser Abhandlung) zeigt, daß die Achse nicht als ein von der einen Chromosomenteilung bis zur nächsten bestehendes Organ betrachtet werden kann. — Wenn sie aber in der Prophase, vielleicht durch Verdichtung einer bei der Chromosomenteilung aktiven Substanz, gebildet worden ist, dann läßt es sich wohl denken, daß die Achse (wie das Centriol in den großen Centrosomen) durch ihre eigne Längsteilung die nachfolgende Einschnürung der Chromosomen bewirken könnte.

Dies kann natürlich hier nur als eine Hypothese ausgesprochen werden — und wenn sie auch zutreffend sein sollte, so wäre

damit noch keine Erklärung der Chromosomenteilung gegeben. Die zu lösende Frage wäre von den Chromosomen selbst nur auf ihre Achse hinübergeschoben worden. — So viel wäre aber damit gewonnen, daß die Teilung der Chromosomen von demselben Gesichtspunkt aus betrachtet werden könnte, wie die Einschnürung des Centrosoms zwischen beiden Tochtercentriolen, und vielleicht auch diejenige des Zellkörpers zwischen beiden Tochtercentren der Anaphase.

Eine andre Frage, deren endgültige Beantwortung der Zukunft gehört, ist diejenige nach dem Verhältnis zwischen der in der frühen Prophase sichtbaren Längsspalte der Chromosomen und ihrem späteren Teilungsplan. Sind diese beiden miteinander identisch oder nicht? Was bedeutet im ersteren Fall die Verschmelzung beider Längshälften in der späten Prophase und die innere Differenzierung der dadurch entstandenen einheitlichen Chromosomen? — Und wenn die beiden Pläne unter sich verschieden sind, welches ist dann die Bedeutung der zuerst auftretenden Spalte?

Eine Identität der Prophasenspalte mit dem Teilungsplan ist nicht ausgeschlossen. Eine Verschmelzung beider Längshälften der jungen Chromosomen, ja selbst eine gemeinsame innere Differenzierung braucht ja nicht notwendigerweise auch eine Mischung ihrer Substanz mit sich zu führen, und die bei der Teilung voneinander getrennten Tochterchromosomen könnten so mit je einer Längshälfte der Prophasenchromosomen identisch sein.

Doch scheint das konstante Auftreten einer solchen Verschmelzung bei zwei so verschiedenen Formen wie *Ascaris* und *Allium* darauf hinzudeuten, daß irgend eine innere Veränderung der Chromosomen während dieser Periode stattfinden oder irgend ein gegenseitiger Einfluß geübt werden muß, um eine endgültige Trennung der Tochterchromosomen zu ermöglichen. — Die Tochterchromosomen würden unter dieser Voraussetzung mit den früheren Längshälften der Chromosomen nicht identisch sein, wenn auch der endliche Teilungsplan der Chromosomen mit dem Plan einer früheren Längsspalte zusammenfallen sollte.

Ein Zusammenfallen dieser beiden Pläne läßt sich aber auch aus den tatsächlichen Verhältnissen nicht sicher schließen: In *Ascaris*, wo die Verschmelzung anscheinend recht lange dauert, zeigen die Chromosomen der späten Prophase einen völlig circulären Querschnitt (Fig. 8—10); eine Identifizierung der beiden früher und später auftretenden Längsspalten ist daher hier kaum möglich. In *Allium* könnte dies im ersten Augenblick leichter erscheinen, da hier nur relativ selten

circuläre Querschnitte der Prophasenchromosomen vorgefunden werden. Das Überwiegen ovaler Querschnitte bei dieser Art (Fig. 71) beweist aber nur, daß das Stadium der Verschmelzung hier sehr kurz ist. Die ovalen Chromosomenquerschnitte der Fig. 70, die der Verschmelzung vorangehen, dürfen nicht ohne weiteres denjenigen der Fig. 71, in denen die bald eintretende Teilung schon vorbereitet wird, zur Seite gestellt werden. Zwischen beiden mag wohl in jedem einzelnen Chromosom ein rasch verlaufendes Stadium mit circulärem Querschnitt (Fig. 70 rechts) einzuschieben sein, und die Längsachse des Ovals mag vielleicht in beiden Fällen eine verschiedene Bedeutung haben.

Wenn aber die Längsspalte der Prophase als von dem späteren Teilungsplan verschieden betrachtet wird, — dann kommt als eine neue Schwierigkeit die Frage von der Bedeutung dieser zuerst auftretenden Längsspalte der Chromosomen.

Hier wie in betreff der oben erwähnten Fragen muß ich noch die endgültige Antwort schuldig bleiben. Ein Schlüssel zu einer Beantwortung dieser Fragen ist doch vielleicht in den oben beschriebenen, im mittleren Teil der *Ascaris*-Chromosomen vor sich gehenden Veränderungen zu finden.

Die *Ascaris*-Chromosomen sind zwar insoweit keine typischen Chromosomen, als sie bei der später erfolgenden Diminution (Boveri 1899) aufgelöst werden. Ihre Endstücke werden abgeworfen, während ihr mittlerer Teil sich in eine große Anzahl kleiner Chromosomen auflöst. Die in diesem Teil der Chromosomen beschriebenen Vorgänge können daher a priori ebensogut mit der Diminution in Verbindung gesetzt werden als mit der Chromosomenteilung, und allgemeine Schlußfolgerungen dürfen nur mit großer Vorsicht aus diesen Befunden gezogen werden.

Doch geschieht, nach Boveri, der Zerfall der *Ascaris*-Chromosomen bei der Diminution senkrecht zu ihrer Längsrichtung, und die durch diesen Zerfall entstandenen kleinen Chromosomen teilen sich in dem ursprünglichen Plan und anscheinend auch in der ursprünglichen Weise. — Das Aussehen des Chromosomenquerschnitts würde daher durch die Diminution kaum beeinflußt werden, und Strukturen, die auf dem Querschnitt zum Vorschein treten, sind mit großer Wahrscheinlichkeit als Begleiterscheinungen der Teilung der Chromosomen und nicht ihrer Diminution zu betrachten

Wir haben im mittleren Teil der *Ascaris*-Chromosomen auf ihren Querschnitten die Bildung achsialer Krenze der Mutter- und

Tochterchromosomen und eine damit in Verbindung stehende Formveränderung der Chromosomen verfolgen können (Fig. 10—19). Zu diesen Komplikationen des Querschnittsbildes wurde in *Allium* kein Seitenstück gefunden. Daraus läßt sich jedoch nicht schließen, daß die in *Ascaris* bei der Teilung wirkenden Kräfte andere sind als in *Allium*; die zu einer Vierteilung der Ascarischromosomen führenden Kräfte mögen auch in *Allium* in Wirksamkeit sein, ohne daß sie sich hier einen sichtbaren Ausdruck gegeben haben.

In den Mutterchromosomen von *Ascaris* werden durch die Arme des achsialen Kreuzes zwei Pläne bezeichnet, der eine (äquatorial) fällt mit dem späteren Teilungsplan zusammen, der andre steht auf demselben senkrecht. — In beiden Tochterchromosomen wiederholt sich dasselbe noch einmal; ihre Substanz wird durch die äquatorial und polar gestellten Arme ihrer achsialen Kreuze in vier Längsteile zerlegt, die eine kurze Zeit durch deutliche Spalten voneinander getrennt sind (Fig. 19). Die äquatorial gerichtete Spalte jedes Tochterchromosoms schwindet durch Zusammenfluß der sie begrenzenden Teile bald wieder; die polare Spalte dagegen kann noch bis spät in die Anaphase nachweisbar sein (Fig. 20, 22). — Ausnahmsweise habe ich auch in der Wurzelspitze von *Allium* eine ähnliche Längsspalte der Tochterchromosomen vorgefunden (Fig. 79).

Bei einem Versuch, die in der Prophase auftretende Längsspaltung der Chromosomen zu erklären, muß sie, scheint es mir, auch mit der Anaphasenspalte in Verbindung gesehen und das gegenseitige Verhältnis beider Spalten aufgeklärt werden.

Sind diese beiden miteinander identisch? Kann die Längsspalte der Chromosomen von der Anaphase durch die Ruheperiode bis in die folgende Prophase verfolgt werden? Oder wird die Längsspalte der Prophasenchromosomen bei ihrer Teilung auf die Tochterchromosomen überführt, um in der Anaphase wieder zutage zu treten? — Ist, mit andern Worten, die in den *Ascaris*-Chromosomen nachweisbare innere Anordnung ihrer Substanz als Folge einer schon bestehenden Verdoppelung aufzufassen, oder werden durch diese Anordnung später zu effektuierende Prozesse vorbereitet?

Diese und andre Fragen werden durch meine Befunde an *Ascaris* und *Allium* zwar gestellt — beantwortet werden sie aber nicht. Nur durch vergleichende Untersuchungen der Chromosomen auch andrer Formen läßt sich eine Antwort auf diese Fragen erwarten.

Noch bevor die Bedeutung dieser Spalten aufgeklärt sein wird, wird doch schon ihre Existenz in vegetativen Mitosen eine Warnung

in sich tragen vor Überschätzung ebensolcher Strukturen für eine Deutung der Reifungsvorgänge. — Die von den Tochterchromosomen der ersten Furchungsteilung in *Ascaris* gebildeten Tetraden (Fig. 19) sind ebenso typisch wie die viel umschriebenen Tetraden aus der Prophase der ersten Reifungsteilung; die Prophasenbilder in der Wurzelspitze von *Allium* mit ihren längsgespaltenen Chromosomen, deren Teilhälften oft weit voneinander entfernt oder spiralig umeinandergewunden sein können, zeigen eine auffallende Übereinstimmung mit den von Spermatocyten so wohlbekannten Bildern. Eine Längsspaltung der Tochterchromosomen in der Anaphase ist, wie ich schon früher gezeigt habe (Bonnevie 1905, 06, 07) auch nicht nur für die erste Reifungsteilung charakteristisch.

Kap. B: Chromatinstrukturen des Kernes.

Die Frage nach dem Verhalten der Chromosomen im Kern ist eine alte und viel umstrittene; sie schließt aber auch eine Reihe für die ganze Chromosomenlehre außerordentlich wichtige Fragen in sich ein. — Bleiben die Chromosomen von der einen Mitose bis zur nächsten als morphologische Einheiten bestehen, und in welcher Weise wird auf Grundlage derselben das Chromatingerüst des Kernes aufgebaut? Eine einwandfreie Beantwortung dieser Fragen wäre für unsere Betrachtung der Chromosomen als physiologische Individuen und dadurch auch für jede Vererbungstheorie von entscheidender Bedeutung. Zahlreich sind daher auch die Versuche, das Schicksal der Chromosomen während der Kernruhe aufzuklären.

Meine Resultate in betreff dieser Frage sind in wesentlichen Punkten von denjenigen früherer Forscher verschieden. — Es wird daher gut sein, vor einer Darstellung meiner eigenen Befunde zuerst die Hauptrichtungen der bis jetzt herrschenden Anschauungen kurz zu skizzieren. Ich möchte jedoch damit keineswegs beabsichtigen, eine allgemeine Literaturübersicht dieser Frage zu geben, um so weniger, als eine solche in den Arbeiten von Grégoire et Wygaerts (1904) und Grégoire (1906) schon gegeben worden ist.

Van Beneden (1883, 87) hat in betreff der *Ascaris*-Chromosomen zuerst eine Hypothese ausgesprochen, die in den letzten Jahren durch die Arbeiten der Grégoireschen Schule weit verbreitet worden ist. Es ist dies die Hypothese einer spongiösen Vacuolisierung der Chromosomen. — Van Beneden sagt (1883, S. 562) über die Chromosomen bei der Kernbildung »celle-ci gonfle, à la façon d'une

éponge, au moment ou elle s'imbibe«; später (1887, S. 259) finden wir: »Il est certain que le noyau se reconstitue exclusivement aux dépens des éléments chromatiques du dyaster, qui s'imbibent à la façon d'une éponge, ...; ... le noyau se reconstitue exclusivement aux dépens des cordons chromatiques gonflés, qui finissent par se toucher entre eux, de façon à donner naissance à une masse rétieulée, unique en apparence, mais en realité constituée de quatre parties distinctes, jutaposées entre elles, et organiquement liées en un tout unique en apparence, qui est le noyau au repos.«

Dieselbe Auffassung wurde dann wieder von Herla (1895) verfochten, und in den letzten Jahren ist sie von Grégoire aufgenommen und von ihm und seinen Schülern (Grégoire et Wygaerts 1904, Kowalski 1904, Berghs 1904, Grégoire 1906) durch Beobachtungen an tierischen und pflanzlichen Zellen weiter begründet und im Detail ausgebaut worden.

Wesentlich verschieden von dieser Auffassung war das Resultat, zu dem Boveri (1888) in betreff der Kernbildung bei *Ascaris* gekommen ist. Er sagt darüber (S. 842): »Den Vergleich der Gerüstbildung mit dem Aufquellen eines Schwammes kann ich nach meinen Erfahrungen nicht für gerechtfertigt halten. Streng genommen wäre damit gesagt, daß schon das scheinbar solide und homogene chromatische Element die Struktur eines allerdings zusammengepreßten Schwammes besitzt, eine Annahme, für die jeder Anhaltspunkt fehlt, und die mir überdies ziemlich unwahrscheinlich vorkommt.«

»Sonach läßt sich der Vorgang viel eher charakterisieren durch den ... Vergleich mit einem Rhizopoden, dessen Pseudopodien durch Verästelung und Anastomosen unter Umständen eine ganz ähnliche gerüstförmige Anordnung erzeugen können. Ein wesentlicher Unterschied bestände nur insofern, als sich der Chromatinkörper vollständig in das Retikulum auflöst, während der Rhizopodenleib nur einen Teil seiner Substanz zur Bildung seiner Fortsätze verwendet.«

Dieselbe Auffassung wird von Boveri auch heute noch gehalten, und zwar nicht nur für *Ascaris*. Wir finden in seiner neuesten Arbeit folgendes (1907, S. 232):

»Die Objekte, an denen ich selbst den Übergang der Tochterchromosomen in den Zustand des Ruhekerns und die Bildung der neuen Mutterchromosomen aus diesem Ruhekern studiert habe, lassen, wie mir scheint, keine andre Deutung zu als diejenige, — daß die Tochterchromosomen durch Aussenden von Fortsätzen in ein Gerüstwerk übergehen, und daß jedes neue Chromosom aus einem gewissen

Bezirk dieses Gerüstes durch Kontraktion entsteht. Dazu kommen dann noch als höchst wichtige Ergänzung die bei verschiedenen Kernformen ermittelten deutlichen Anzeichen, daß jeder aus einem Chromosoma entstandene Gerüstbezirk wieder in ein Chromosoma zusammenfließt.«

So verschieden auch diese beiden von Grégoire und von Boveri gehaltenen Theorien sind, das eine haben sie gemein, daß in beiden eine Erhaltung der Chromosomenindividuen von einer Teilung bis zur nächsten verfochten wird.

Nach einer dritten Auffassung dagegen, die in der älteren sowohl botanischen als zoologischen Literatur zerstreut vorgefunden wird, und die in Merrimans Darstellung der Chromosomenverhältnisse in *Allium* ihren neuesten Ausdruck gefunden hat, werden die Chromosomen zwischen je zwei Teilungen in Körnchen zerlegt. Diese Körnchen (Pfitzner 1882) oder Tetraden (Merriman 1904) repräsentieren die morphologischen Einheiten der Chromatinsubstanz, sie werden in der Prophase zu neuen Verbänden, den Chromosomen der folgenden Mitose, reihenweise vereinigt; die Längsteilung der Chromosomen schließt dann auch eine Teilung jedes dieser Körnchen in sich ein. Die Metamorphose des Chromatins wird von Merriman (1904, S. 192) in folgender Weise beschrieben:

„The history of the chromatin shows that up to the time of the formation of the equatorial plate the whole process can be summarized as consisting of the growth, aggregation and fusion of the tetrads into chromosomes; whereas the period from the formation of the equatorial plate to that of the daughter nuclei can be summarized as a process consisting of the disintegration of chromosomes into tetrads and the reduktion of the latter in size.“

Ein völliger Zerfall der Chromosomen zwischen je zwei Mitosen wird auch von Fick (1905, 07) verfochten. — Während einer kritischen Untersuchung der einschlägigen Literatur hat er den endgültigen Beweis einer »Permanenz der Chromosomindividuen« vergebens gesucht. — An Stelle der »Erhaltungshypothese« gibt er uns daher seine »Manövrierhypothese«, nach welcher (S. 114) »die Chromosomen nicht als mehr oder weniger selbständige Individuen, sondern lediglich als ‚taktische Formationen‘ des Chromatins» betrachtet werden.» Sie treten auf und vergehen wie die Kernspindeln.« ... Es ist für die Manövrierhypothese gleichgültig (S. 117), »wie man sich den Inhalt der Chromosomen denken will, ob etwa — aus unzähligen mehr oder weniger selbständigen Lebewesen (‚Bionten‘) usw. zusammengesetzt.«

Neben seiner Manövrierhypothese ist jedoch Fick geneigt, auch eine »Hypothese der Permanenz achromatischer Karyotomen« anzunehmen, indem er es für wahrscheinlich hält, »daß achromatische Centren für die Chromatinkonzentration in der Zahl der späteren Chromosomen dauernd im Kern vorhanden sind und sich von Zelle zu Zelle vererben.«

Meine eignen Resultate über die Kernbildung in *Ascaris, Allium* und *Amphiuma* stimmen mit keinen der hier erwähnten Auffassungen recht überein.

Mit Boveri und der Grégoireschen Schule muß ich mich zwar entschieden auf die Seite der »Individualitätslehre« stellen, indem ich eine genetische Kontinuität der Chromosomen von einer Zellteilung in die nächste habe nachweisen können. Meine Befunde zeigen aber, daß die Veränderungen der Chromosomen bei der Bildung eines Kernnetzes weder als eine Vacuolisierung noch als eine bloße Pseudopodienbildung charakterisiert werden können.

Das Kernnetz wird in den von mir untersuchten Objekten auf Grundlage dünner, spiralig gewundener Fädchen, die in den alten Chromosomen endogen entstanden sind, aufgebaut; und diese Fädchen entwickeln sich in der Prophase direkt wieder zu den Chromosomen der folgenden Mitose.

Die Tatsachen, die meinen Schlüssen zugrunde liegen, stehen mit dem Tatsachenmaterial früherer Forscher in keinem Widerspruch.

Furchungskerne von Ascaris megalocephala, bivalens. (Tafel XII.)

Das charakteristische Aussehen der *Ascaris*-Kerne mit ihrem gewölbten mittleren Teil, von dessen Peripherie fingerförmige Fortsätze hervorragen, ist durch die Arbeiten Van Benedens (1883, 87) und Boveris (1888, 99) schon genügend bekannt. — Von beiden Forschern ist diese Form der Kerne auf die eigentümliche Anordnung der Tochterchromosomen während der Anaphase zurückgeführt worden, indem jeder Kernfortsatz auf Grundlage eines der während der Trennung der Tochterplatten frei herabhängenden Chromosomenenden entstanden sei. Aus Boveris Beschreibung und Abbildungen geht es auch mit großer Klarheit hervor, daß (1904, S. 7) »aus jeder Aussackung der Kernvacuole, die durch ein Schleifenende verursacht war, wieder ein Schleifenende hervorgeht.«

Diese Angaben kann ich nach eingehender Untersuchung der Furchungskerne von *Ascaris* nur bestätigen. — In zahlreichen Fällen

habe ich die Entstehung der Kernfortsätze durch Umbildung frei herabhängender Chromosomenenden verfolgen können; ebenso oft habe ich aber auch die jungen Chromosomen der Prophase in entsprechender Anordnung, mit ihren freien Enden in je einem Kernfortsatz steckend, wieder vorgefunden (siehe Fig. 37_{a-c}). Dazu kommt noch, daß in vielen Fällen die Telophasenstrukturen der Chromosomenenden in diejenigen der Prophase kontinuierlich verfolgt werden konnten.

Meine Resultate stehen daher auch in entschiedenem Gegensatz zu der Fickschen Anschauung (1907, S. 93), nach welcher die »Pseudopodien« der *Ascaris*-Kerne nur »als der Ausdruck für eine intensive Wechselwirkung zwischen dem Kern und dem Zellprotoplasma« zu betrachten seien.

Auch in betreff der feineren Verhältnisse der Chromatinstrukturen im *Ascaris*-Kern stimmen meine Resultate in vielen Punkten mit den in den klassischen Arbeiten von Van Beneden und Boveri enthaltenen Beobachtungen überein. Die außerordentliche Klarheit der mir zur Verfügung stehenden Präparate hat mir aber auch ein weiteres Eindringen in das Wesen der Kernstrukturen ermöglicht; dabei ist mir eine Metamorphose der Chromosomen vor Augen gekommen, die weder in der für *Ascaris* zuerst aufgestellten Vacuolisierungshypothese Van Benedens noch in Boveris Rhizopodenvergleich einen zutreffenden Ausdruck gefunden hat.

Im ersten Abschnitt dieser Abhandlung haben wir die Ascarischromosomen auf einem Stadium verlassen, wo die beiden Tochterplatten weit voneinander entfernt waren, ohne daß eine beginnende Kernbildung noch bemerkt werden konnte.

Eine ebensolche Tochterplatte von der äquatorialen Seite gesehen ist in Fig. 24 abgebildet. Die vom Messer getroffenen Chromosomenenden (oben) zeigen noch dieselbe innere Struktur, die schon im ersten Abschnitt beschrieben wurde, eine chromatische Oberflächenschicht und im Centrum des helleren Innenraums die Chromosomenachse. — Die mittleren Teile der vier Tochterchromosomen, die zusammen eine annähernd circuläre Platte bilden, zeigen auch noch keine auffallende Veränderung, doch macht sich hier eine Tendenz zu spiraliger Aufrollung geltend. Die Spiralwindungen sind meistens weit offen, nur stellenweise (links) sind sie so eng, daß die Achse der Spirale mit der Längsachse des Chromosoms zusammenzufallen scheint.

Diese Spiraldrehung der Chromosomen spielt, wie jetzt gezeigt werden soll, bei der Kernbildung eine sehr wesentliche Rolle.

In Fig. 24a sind aus zwei Schwesterzellen die Chromosomenplatten, von der Seite gesehen, abgebildet. Auch hier sieht man den mittleren Teil der Chromatinfädchen in offenen Spiralwindungen angeordnet, während die frei herabhängenden Chromosomenenden um ihre eigne Längsachse gedreht erscheinen, und zwar mit der Folge, daß auf ihrer vorher glatten Oberfläche eine erhabene, spiralig verlaufende Leiste hervorgetreten ist. Eine ähnliche, annähernd quergestreifte Oberflächenstruktur läßt sich stellenweise auch an den mittleren Teilen der Chromosomen nachweisen, als ob sie wie ein stark gewundenes Seil sowohl um ihre eigne als auch um eine außerhalb ihrer Oberfläche gelegene Achse spiralig gewunden seien. Die dichte Lagerung der Chromatinfädchen, die sich hier in mehreren Schichten überdecken, macht jedoch eine genaue Analyse der mittleren Teile der Chromosomen außerordentlich schwierig; ihr Verhalten während der Kernperiode wird im folgenden daher auch nur in großen Zügen behandelt werden können, während die frei herabhängenden Enden der Chromosomen für eine mehr detaillierte Untersuchung zugänglich sind.

Durch Ansammlung von hyaliner Flüssigkeit zwischen den offenen Spiralwindungen der mittleren Teile der Chromosomen wird der centrale, zuerst linsenförmig gewölbte Teil des Kerns angelegt (Fig. 25), und zwar so, daß die Chromatinfädchen während ihrer späteren Umbildung stets eine annähernd oberflächliche Lage behalten, indem sie sozusagen um die Kernvacuole herum gewunden sind.

Über das weitere Verhalten der mittleren Teile der Chromosomen habe ich leider nur wenig mitzuteilen. — Wie die Abbildungen (Fig. 26—30) zeigen, wird es bald unmöglich, die einzelnen Fädchen zu verfolgen, sie werden erheblich dünner, ihr Verlauf wird weniger regelmäßig, und zahlreiche Anastomosen kommen zwischen ihnen zum Vorschein. Oft werden auch scharf begrenzte Chromatinkörnchen vorgefunden; ihre Grenze und Verteilung variiert aber auf einem und demselben Stadium so stark, daß ich sie nur als Kunstprodukte bei der Fixation betrachten kann. — Zuletzt scheint die chromatische Substanz auf einem feinen, unregelmäßigen, wesentlich oberflächlich gelegenen Netzwerk verteilt zu sein, und die in meinen Präparaten vorkommenden Bilder enthalten auf diesem Punkt nichts, das mit dem Rhizopodenvergleich Boveris unvereinbar wäre. — Doch möchte ich hier ausdrücklich hervorheben, daß sich die einzelnen Fädchen nur auf den ersten Stadien der Kernbildung verfolgen lassen, und daß als sicheres Resultat meiner Beobachtungen auf diesem Punkte nur die ursprünglich oberflächliche und annähernd spiralige

Anordnung der Fädchen dasteht. — Ein Vergleich mit meinen unten zu erörternden Befunden über die Chromosomenenden macht es dabei wahrscheinlich, daß die Chromosomen auch in ihrem mittleren Teil eine mehr komplizierte Metamorphose durchlaufen, als es nach Boveris Auffassung der Fall sein würde.

Auch bei der Umbildung der Chromosomenenden spielt die spiralige Drehung eine wichtige Rolle.

Die während der Anaphase oberflächlich gelegene chromatische Substanz der Tochterchromosomen scheint sich bei dieser Drehung auf den erhabenen, spiralig verlaufenden Leisten der Oberfläche anzusammeln, so daß bald eine chromatische Spirale von der Spitze jedes frei herabhängenden Chromosomenendes bis zu seiner Wurzel kontinuierlich verläuft (Fig. 26); hier geht sie dann auch kontinuierlich in einen Chromatinfaden des centralen Kernteils über.

Gleichzeitig mit dieser Lokalisation der Chromatinsubstanz kommt zwischen den Windungen der Spiralleiste die früher im Innern des Chromosoms verborgene achromatische Substanz zum Vorschein. Sie ist auf diesem Stadium anscheinend halbflüssig und wird nur durch ihre Adhäsion zu der festeren Spiralleiste an einem tropfenförmigen Zusammenfluß gehindert; darauf deuten die tiefen Einbuchtungen zwischen je zwei Windungen der Spiralleiste hin (Fig. 26).

Während der weiteren Entwicklung verhalten sich die zwei Bestandteile der Chromosomenenden verschieden. Die achromatische Substanz schwillt auf und wird gleichzeitig rasch heller (Figg. 27—28). Dabei wird auch der Umriß des Chromosoms erheblich erweitert, bis das frei herabhängende Chromosomenende zuletzt in einen, anscheinend mit hyaliner Flüssigkeit gefüllten, sackförmigen Fortsatz des Kernes umgebildet worden ist. Dieser Umbildungsprozeß läßt sich, glaube ich, nur so erklären, daß von Seiten des Chromosoms hyaline Flüssigkeit von außen her aufgenommen, und daß die achromatische Substanz des Chromosoms in derselben aufgelöst wird. — Es wäre dies wohl eine Art »Imbibition« der Chromosomen, wie sie von Van Beneden schon postuliert wurde; sein Vergleich mit einem Schwamme trifft aber nicht zu, indem — wie gezeigt werden soll — die Imbibition nur außerhalb des Materials, von welchem die Chromosomen der zunächst folgenden Teilung aufgebaut werden, stattfindet.

Während der Entwicklung eines Kernfortsatzes behält die chromatische Spiralleiste fortwährend ihre oberflächliche Lage bei. Mit der Erweiterung des Fortsatzes wird auch der Chromatinfaden

gestreckt; er wird dünner und zuletzt in Körnchen[1] zerlegt, die mittels feinster Fädchen miteinander verbunden sind. Gleichzeitig entstehen zwischen den einzelnen Spiralwindungen auch zahlreiche Anastomosen, die zuerst sehr fein und völlig farblos sind, die aber später von einem ähnlichen Chromatingehalt zu sein scheinen wie der Spiralfaden selbst (Pseudopodienbildung, Boveri).

Die Anastomosen werden nicht nur auf der Oberfläche der Kernfortsätze gebildet; auch im Innern derselben werden auf dem Stadium der feinsten Verteilung des Chromatins chromatische Fädchen vorgefunden. Recht häufig habe ich dabei etwa in der Längsachse des Kernfortsatzes einen kontinuierlich verlaufenden Chromatinstrang vorgefunden, der auf allen Seiten mit den oberflächlich gelegenen Körnchen der Spiralleiste in Verbindung steht (siehe Quer- und Längsschnitte der Kernfortsätze, Figg. 29—30). — Es erinnert diese Anordnung an eine Wendeltreppe, in welcher ein mittlerer Balken die gemeinsame innere Wand aller Windungen bildet. Ich halte es auch für wahrscheinlich, daß der centrale Chromatinstrang durch Zusammenfluß der von allen Seiten her hineinstrahlenden »Pseudopodien« des oberflächlichen Spiralfadens gebildet worden sei; zur Zeit, wenn in der frühen Prophase die Pseudopodien der Chromatinfädchen eingezogen werden, schwindet auch dieser centrale Strang der Kernfortsätze spurlos.

Figg. 29—30 zeigen Kerne in der Mitte ihrer »Ruheperiode«. Die Betrachtung eines solchen Kernes allein würde mit bezug auf ihre Genese nicht viel Auskunft geben, dazu sind der Anastomosen zu viele, und die Verteilung des Chromatins ist zu fein. Auffallend ist es jedoch, daß ich unter den zahlreichen Kernen, die in meinem Material vorhanden waren, kaum einen einzigen gefunden habe, in dem eine spiralige Anordnung des Chromatinfadens nicht stellenweise sichtbar war — entweder, wie in Fig. 29 (links), als eine annähernd quere Streifung der Oberfläche der Kernfortsätze oder, wie in den längsdurchschnittenen Kernfortsätzen der Fig. 30, als eine doppelte Reihe oberflächlich gelegener Körnchen, in denen Querschnitte des Spiralfadens zu sehen sind.

Wir haben im obigen die Entstehung des Kernes auf Grundlage der Chromosomen so genau verfolgt, wie es das Material erlaubt; es

[1] Ich halte es nicht für ausgeschlossen, daß diese Körnchen Kunstprodukte sind, und daß eine mehr gleichmäßige Verteilung der chromatischen Substanz in der Natur vorkommt.

erübrigt dann noch, den umgekehrten Prozeß zu betrachten — die Entstehung der Chromosomen der folgenden Mitose aus dem Chromatingerüst des Kernes.

Fig. 31 bildet (aus der dritten Generation der Propagationszellen) zwei Schwesterkerne ab, die eben die ersten Spuren der Rekonstruktion der Chromosomen zeigen. — Die Kernfortsätze ragen noch zu allen Seiten hervor; sie haben jedoch im wesentlichen ihre aus der vorhergehenden Anaphase stammende Richtung beibehalten. (Der obere Kern ist vom Messer getroffen worden, so daß nur die seitlich gelegenen Fortsätze in der Figur mitgenommen sind.) Auf der Oberfläche jedes Kernfortsatzes sieht man deutlich markierte Chromatinkörnchen, die überall eine spiralige Anordnung zeigen. Ein Unterschied von den vorhergehenden Stadien ist nur darin zu sehen, daß die Körnchen jetzt größer und dichter gelagert sind, so daß sie zusammen einen kürzeren und entsprechend dickeren Faden bilden würden, dessen Windungen nicht mehr so zahlreich sind.

Nach eingehender Untersuchung zahlreicher zwischen den letzten Telophasenstadien (wie Fig. 28) und den ersten Stadien der Prophase einzureihender Kerne fühle ich mich wohl persönlich überzeugt, daß der eben besprochene oberflächlich gelegene Spiralfaden der Prophase auf denjenigen der Telophase direkt zurückzuführen ist. Ich gebe aber gerne zu, daß die schwierig analysierbaren »Ruhekerne« für einen unumstößlichen Beweis einer Kontinuität dieser Chromatinstrukturen in *Ascaris* nicht günstig sind. — In betreff der weiteren Entwicklung dagegen geben meine Präparate einen absolut sicheren Aufschluß, indem sie zeigen, daß die Chromosomen der folgenden Mitose aus den in der frühen Prophase (Fig. 31) spiralig angeordneten Körnchen entstehen.

In Fig. 32 ist ein etwas späteres Stadium aus der Prophase abgebildet. Der Kern ist auch hier vom Messer getroffen, und in dem rechts liegenden Kernfortsatz sieht man der Oberfläche entlang die dichtliegenden Querschnitte eines chromatischen Spiralfadens, während in den beiden links gelegenen Fortsätzen ein ebensolcher Faden kontinuierlich verfolgt werden kann (vgl. Fig. 29—30).

Fig. 33 und 34 zeigen ähnliche Verhältnisse der Kernfortsätze; wir sehen hier aber auch im centralen Teile des Kernes die Chromosomen zutage treten. — Es ist dabei von Bedeutung, daß die hier rekonstituierten Fädchen von gleicher Dicke sind wie die Fädchen der Kernfortsätze, daß sie kontinuierlich in dieselben übergehen, und daß sie im Verhalten zur Kernvacuole eine Anordnung bewahrt haben

derjenigen völlig entsprechend, in der wir sie bei der Kernbildung verließen. Sie liegen noch oberflächlich in einer unregelmäßigen Spirale um die Kernvacuole herumgewunden (vgl. Fig. 24a, 25 mit Fig. 33, 36).

Die Prophasenbilder zeigen weiter mit überzeugender Klarheit, daß in den Kernfortsätzen immer nur die freien Enden der Chromosomen entstehen, und zwar in derselben Anordnung, die zur Zeit der Kernbildung für die chromatische Spirale der frei herabhängenden Chromosomenenden charakteristisch war (vgl. Figg. 26—28 mit Figg. 33—37). Fig. 37_{a-c} zeigt aus drei Schnitten sämtliche acht Kernfortsätze eines Kernes $(1 + 5 + 2)$, alle noch in derselben Stellung wie die Chromosomenenden der Telophase, und jeder mit einem spiralig aufgerollten Chromatinfaden, der am distalen Ende des Fortsatzes frei endigt.

In vielen dieser Prophasenbilder habe ich eine longitudinale Spalte der Chromatinfädchen wahrgenommen, die sowohl auf Querschnitten (Fig. 33 rechts) als bei Flächenansicht der Fädchen (Figg. 33 links, 34, 35) nachweisbar ist. — Diese Spalte ist wohl zweifellos den im ersten Kapitel dieser Abhandlung beschriebenen Längsspalten zur Seite zu stellen, die sowohl in *Ascaris* als in *Allium* in der frühen Prophase zum Vorschein traten. Inwieweit sie auch mit der beim Beginn der Kernbildung (Fig. 25) zuweilen noch sichtbare Anaphasenspalte in Verbindung steht, muß ich vorläufig noch dahingestellt sein lassen.

Fig. 35, die nur eine oberflächliche Scheibe eines Kernes darstellt, ist insofern von Interesse, als sie (links) die intime Verbindung zwischen Chromatinfaden und Kernmembran illustriert. — Die Kernmembran ist hier nicht gleichmäßig abgerundet, sondern ihre Konvexität ist zwischen den Stellen, wo sie mit dem Chromatinfaden in Berührung steht, gesteigert; dies scheint darauf hinzudeuten, daß die Kernmembran bei der Kontraktion des Chromatinfadens zuerst mit eingezogen wird, und daß daher zwischen den eingebuchteten Stellen eine stärkere Spannung entsteht. — Bald lösen sich aber die Chromatinfäden von der Kernmembran völlig los, und man kann sie auf späteren Stadien (Fig. 36 links, Fig. 37) im Innern des Kernes frei aufgerollt vorfinden.

Endlich sind in Figg. 38—39 ein paar spätere Stadien abgebildet, wo nach Auflösung der Kernmembran die Chromosomen frei im Cytoplasma liegen. In Fig. 38 sieht man sie noch in ähnlicher Anordnung wie früher im Kern, mit ihrem mittleren Teil in großen Windungen ge-

bogen, während die herabhängenden Chromosomenenden noch stellenweise die frühere Spiralwindung zeigen. — Fig. 39 stellt ein etwas späteres Stadium dar, auf welchem in den Chromosomen die innere Differenzierung zum Vorschein gekommen ist, von der im ersten Kapitel die Rede war. Die Chromosomen haben hier einen circulären Querschnitt, auf welchem eine oberflächliche, stark färbbare Schicht von der inneren, heller gefärbten Substanz unterscheidbar ist.

Als sichere Resultate meiner Befunde über die Kernstrukturen in *Ascaris* möchte ich hier die folgenden Punkte zusammenstellen:

1. In der Telophase wird jedes frei herabhängende Chromosomenende in einen Kernfortsatz umgebildet, während in seinem Innern ein dünner, spiralig verlaufender Chromatinfaden herausdifferenziert wird.

Der mittlere Teil der Chromosomen wird beim Beginn der Kernbildung spiralig aufgerollt, und zwar oberflächlich um die Kernvacuole herum.

2. In der Prophase entwickeln sich die freien Enden der Chromosomen aus dünnen, spiralig angeordneten Chromatinfäden, die in den Kernfortsätzen zum Vorschein treten.

Die mittleren Abschnitte der Chromosomen treten im centralen Teile des Kernes als oberflächlich gelegene, annähernd spiralig gewundene Fädchen zum Vorschein; sie sind von gleicher Dicke wie die Endstücke, in die sie von ihrem ersten Auftreten an kontinuierlich übergehen.

Das feinere Verhalten der im centralen Teile des Kernes gelegenen Chromosomenabschnitte ließ sich in *Ascaris* nicht verfolgen. Die Frage läßt sich daher noch nicht sicher beantworten, ob auch in den mittleren Chromosomenabschnitten die gleiche innere Umbildung stattfindet wie in den Chromosomenenden. — Die völlige Übereinstimmung der mittleren Chromosomenteile mit den Endstücken bei ihrem Wiedererscheinen in der Prophase scheint jedoch darauf hinzudeuten, daß sie auch eine ähnliche Entwicklung durchlaufen haben.

Auch eine andre Frage stellt sich in betreff der *Ascaris*-Chromosomen, diejenige nämlich, ob ihr Verhalten während der Kernbildung als typisch betrachtet werden kann. Die Chromosomenenden werden ja später bei der Diminution in den somatischen Zellen abgeworfen;

und es ließe sich wohl denken, daß sie auch schon vor der Zeit von dem normalen Verhalten der Chromosomen abweichen könnten.

Die letztere Frage wird durch einen Vergleich mit den Kernstrukturen andrer Arten eine Antwort finden.

Kerne der Wurzelspitze von Allium cepa. (Tafel XIII—XIV.)

Zur Nachprüfung meiner in *Ascaris* gewonnenen Resultate habe ich die vegetativen Kerne aus der Wurzelspitze von *Allium* untersucht. — Dasselbe Objekt ist in den letzten Jahren auch zur Begründung zweier verschiedener, mit meinen Befunden in *Ascaris* nur schlecht übereinstimmenden Theorien benutzt worden. Merriman (1904)[1] hat in *Allium* die Beweise für einen völligen Zerfall der Chromosomen bei der Kernbildung zu sehen geglaubt; Grégoire (1906)[1] dagegen sieht in demselben Objekt einen Beweis der Richtigkeit seiner Vacuolisierungshypothese mit Erhaltung der Chromosomenindividuen. — Beide Theorien sind unter sich so verschieden, und auch das von beiden Autoren zurechtgelegte Tatsachenmaterial läßt sich so schwer von einem gemeinsamen Gesichtspunkte aus betrachten, daß sich der Leser des Verdachtes, es seien in *Allium* noch morphologische Strukturen wahrnehmbar, welche die Kluft zwischen den Resultaten Merrimans und Grégoires überbrücken könnten, kaum erwehren kann.

Wie jetzt gezeigt werden soll, haben meine Resultate eine solche Vermutung gerechtfertigt. Die Kernstrukturen in *Allium* stimmen mit denjenigen der *Ascaris*-Kerne aufs beste überein; eine eingehende Untersuchung derselben macht es aber auch verständlich, wie zwei so verschiedene Theorien wie die eben besprochenen auf diesem Material begründet werden konnten.

Wie schon im ersten Kapitel dieser Abhandlung erwähnt wurde, habe ich durch Fixation der Wurzelspitzen in Flemmingscher Flüssigkeit und nachfolgender Färbung in Saffranin oder Eisenhämatoxylin die besten Resultate gewonnen.

Diese beiden Färbemethoden komplettieren sich sehr schön, und ein Vergleich der auf beide Weisen behandelten Präparate ist für eine richtige Beurteilung der Kernstrukturen kaum entbehrlich. — Meine jetzt folgende Darstellung bezieht sich daher auch auf zwei verschiedene Serien, von denen die eine (Taf. XIII) in Saffranin gefärbt

[1] Siehe oben S. 467—469.

worden ist, die andre (Taf. XIV) in Eisenhämatoxylin. Ein Vergleich der Resultate beider Methoden wird bei der Behandlung der einzelnen Stadien vorgenommen werden.

Als Einleitung zur Kernbildung werden die V-förmig gebogenen Chromosomen einer Tochterplatte dicht aneinander genähert (Fig. 40), so daß zwischen ihnen kein Cytoplasma mehr Platz findet (»Tassement polaire«, Grégoire). — Schon auf diesem Stadium sieht man, wie in *Ascaris*, eine Tendenz zu einer spiraligen Drehung der Chromosomen — hier aber in ihrer ganzen Länge und immer nur so, daß die Achse der Spirale etwa mit der Längsachse des Chromosoms zusammenfällt. — Auf Querschnitten eines solchen Stadiums (Fig. 75 zeigt einen wenig älteren Kern quer durchschnitten) sieht man in den Chromosomen die färbbare Substanz noch oberflächlich angeordnet; im Gegensatz zu den Chromosomen der Anaphase (Fig. 74) sind sie aber jetzt nicht mehr cylindrisch, sondern zeigen als Folge der spiraligen Drehung einen polygonalen Querschnitt.

Bald fangen die Chromosomen an, sich langsam voneinander zu entfernen, und gleichzeitig mit dieser Entfernung schreitet auch ihre Umbildung und die Entwicklung des ganzen Kernes fort. Die Chromosomen werden von jetzt an durch eine gemeinsame Kernmembran vom Cytoplasma getrennt gehalten; doch scheint das letztere während der ganzen Kernperiode hyaline Flüssigkeit zum Kern abzugeben.

Die einzelnen Chromosomen werden bei der Kernbildung in einer Weise umgebildet, die der Entwicklung der Chromosomenenden von *Ascaris* völlig entspricht. — Die chromatische Substanz wird von ihrer gleichmäßigen Verteilung auf der Oberfläche der Chromosomen auf eine erhabene Spiralleiste zurückgezogen, die vom einen Ende des Chromosoms zum andern kontinuierlich zu verlaufen scheint.

Die spiralige Anordnung dieser Chromatinleiste tritt in Saffraninpräparaten besonders schön zum Vorschein. Bei der Durchsichtigkeit dieser Farbe läßt sich der Chromatinfaden als eine glänzendrote Spirale, die in oberflächlicher Lage um die rosagefärbte achromatische Substanz gewunden liegt, kontinuierlich verfolgen (Fig. 41—44).

Auch nach Behandlung mit Eisenhämatoxylin tritt der chromatische Spiralfaden an vielen Stellen deutlich zum Vorschein (Fig. 57, 58). Die achromatische Substanz wird aber in jungen Kernen durch Eisenhämatoxylin dicht grau gefärbt, und solche Bilder stehen daher gegen die in Saffraninpräparaten gefundenen an Durchsichtigkeit erheblich zurück. — Später verliert jedoch die achromatische Substanz ihre Affinität zu Hämatoxylin, so daß auf späteren Stadien die

Chromatinfäden anscheinend ganz frei im Kern vorgefunden werden (Fig. 59).

Bald treten zwischen den einzelnen Chromosomen Anastomosen zum Vorschein, und zwar vornehmlich (vielleicht ausschließlich) zwischen den Windungen der Chromatinspiralen. Wie in *Ascaris*, sind sie auch hier zuerst sehr zart, und so lange ist auch der Verlauf der aus den alten Chromosomen herstammenden Chromatinfäden noch deutlich erkennbar (Fig. 45, 59—60). Die Anastomosen werden aber bald auf Kosten der Chromatinfäden mehr chromatinreich, bis zuletzt jeder Unterschied zwischen Fädchen und Anastomosen geschwunden ist; das Chromatin scheint jetzt auf ein im ganzen Kern gleichmäßig entwickeltes Kernnetz verteilt zu sein (Fig. 46, 61—62. In Fig. 61 kann der Verlauf der alten Chromosomen noch zum Teil wahrgenommen werden).

Die Entwicklung eines Kernnetzes auf Grundlage der in den Chromosomen endogen entstandenen Chromatinfäden läßt sich auch ohne Schwierigkeit auf Querschnitten der Kerne verfolgen. Anstatt der kontinuierlichen Oberflächenschicht der Chromosomen (Fig. 75) findet man später nur die innerhalb eines dünnen Querschnittes liegenden Windungen ihrer Spiralfäden vor (Fig. 76). Die Fädchen zeigen sich auch hier durch Anastomosen verbunden, und je nachdem das Chromatin von den Spiralfädchen auch auf die Anastomosen verteilt wird, treten die Grenzen der ursprünglichen Chromosomen immer weniger deutlich hervor (Fig. 77—78). In Fig. 78 lassen sie sich wie in Fig. 61 noch zum Teil (unten) erkennen, während an andern Stellen derselben Kerne das Kernnetz schon völlig entwickelt ist.

Im »ruhenden Kern« findet man, wie bekannt, das Chromatin oft vorzugsweise an den Knotenpunkten des Netzwerkes angesammelt, während die dazwischenliegenden Fädchen mehr oder weniger chromatinfrei sind. — Dies war auch zum Teil in meinen *Allium*-Präparaten der Fall; ein genaues Studium derselben hat mir jedoch den bestimmten Eindruck gegeben, daß die Zerlegung der Chromatinfädchen in Körnchen ein bei der Fixation hervorgebrachtes Kunstprodukt sei. Auf allen Stadien der »Kernruhe« habe ich Bilder gefunden mit gleichmäßiger Verteilung des Chromatins über die Fädchen des Kernnetzes (Fig. 59, 61, 62); und wo in andern Fällen getrennte Chromatinkörnchen vorhanden waren (Fig. 46, 60), da deutete die auffallende Verschiedenheit ihrer Größe darauf hin, daß sie keine in den lebenden Zellen existierende »morphologische Einheiten« repräsentieren, sondern vielmehr durch einen Zusammen-

fluß der im Leben gleichmäßig verteilten Chromatinsubstanz gebildet worden seien.

Was ist nun während dieser Zeit aus der achromatischen Substanz der alten Chromosomen geworden? In meinen Eisenhämatoxylinpräparaten verliert sie, wie erwähnt, sehr bald ihre Färbbarkeit, und es scheint der Kern hier nichts als das von Chromatinfädchen und Anastomosen gebildete Kernnetz zu enthalten[1]). In Safraninpräparaten dagegen läßt sich die achromatische Substanz noch bis zum Stadium der feinsten Verteilung des Chromatins verfolgen (Fig. 45, 46); sie hilft hier durch ihre hellrote Färbung noch eine Zeitlang den Umriß der alten Chromosomen zu bewahren. Bald scheint sie aber mehr gleichmäßig im Kern verteilt und zuletzt im Kernsaft völlig aufgelöst zu werden.

Das Aussehen der »ruhenden« Kerne scheint in hohem Maße auf der Dauer der zwischen zwei Teilungen verlaufenden Periode zu beruhen. Zur Zeit einer maximalen Teilungswirksamkeit der Zellen scheint in der Tat ein »Ruhestadium« des Kernes kaum zu existieren. Sobald die der Telophase angehörigen Umbildungen der Chromosomen durchlaufen sind, beginnt in ihnen die Entwicklung der Prophase. — Die Chromosomen verändern dabei kaum ihre Stellung; die jungen Chromosomen einer Mitose treten in derselben Anordnung zum Vorschein, die auch für die alten, aus der vorhergehenden Mitose stammenden charakteristisch war, d. h. sie sind V-förmig gebogen, mit ihren freien Enden der Schwesterzelle zugewandt, und zeigen unter sich einen annähernd parallelen Verlauf (vgl. Fig. 40—51, 57—65).

Zu andern Zeiten, oder an andern Stellen derselben Wurzelspitze, wo die Teilungen nicht so rasch aufeinanderfolgen, werden jedoch auch Kerne gefunden, in denen die ursprüngliche Lage der Chromosomen nicht mehr erkennbar ist. — Wenn in diesen Kernen die jungen Chromosomen wieder deutlich unterscheidbar sind, zeigen sie dann auch eine entsprechend unregelmäßige Anordnung (Fig. 66—70).

Von der gegenseitigen Anordnung der Chromosomen abgesehen, stimmen aber sämtliche Kerne, sowohl in betreff der Telo- und Prophasenstrukturen als auch in bezug auf den Bau des »ruhenden« Kernes, völlig miteinander überein. Es scheint also hier kein Grund zu existieren, warum Resultate, die aus den in reger Teilung begriffenen Kernen gewonnen sind, nicht auch für die langsamere Kernvermehrung andrer Tageszeiten Geltung haben sollten.

[1]) Auf das Verhalten des Nucleolus wird bei dieser Darstellung keine Rücksicht genommen.

Die erste Einleitung zur Chromosomenbildung der Prophase ist in einem Verschwinden der zwischen den Windungen der Chromatinspiralen gebildeten Anastomosen zu erblicken, indem ihre chromatische Substanz in die Spiralfäden zurückgezogen wird. Fig. 62 und 63 stellen zwei Schwesterkerne dar, von denen der eine noch kein Zeichen der Prophase zeigt, in dem andern aber sind die Anastomosen schon aufgelöst. Man sieht hier die chromatischen Spiralfäden, die seit ihrem endogenen Entstehen in den Chromosomen der Telophase kontinuierlich verfolgt werden konnten, wieder deutlich voneinander getrennt. Die Spiralwindungen eines Fadens zeigen noch dasselbe Verhalten wie bei ihrem ersten Entstehen, und eine durch ihre Umbiegungspunkte gezogene Linie würde noch annähernd den Umfang und den Verlauf des alten Chromosoms beschreiben. — Dasselbe gilt auch für das in Fig. 64 gegebene Bild eines von der Polseite gesehenen Kernes.

In Fig. 47 ist auch ein Kern zur Zeit der Auflösung der Anastomosen abgebildet — diesmal aber um das eigentümliche »bienenkorbähnliche« Aussehen zu stark osmifizierter Kerne zu zeigen. — Links lassen sich die Chromatinfädchen wohl einzeln unterscheiden, auf der rechten Seite des Kernes scheinen sie aber, vielleicht mittels der noch nicht völlig aufgelösten achromatischen Substanz, zu einer zusammenhängenden Masse verklebt zu sein.

Die weiteren Umbildungen der Prophase bestehen nun darin, daß die ursprünglich dünnen, stark gewundenen Chromatinfädchen an Dicke zunehmen und gleichzeitig ihre spiralige Drehung mehr oder weniger vollkommen aufgeben. Die Spiralwindungen, die zuerst sehr dichtliegend und zur Längsachse des alten Chromosoms annähernd quergestellt waren, werden bei der fortschreitenden Dickenzunahme des Fadens immer mehr offen, bis zuletzt zur Zeit der Auflösung der Kernmembran die alte Spiraldrehung nur noch spurweise erkennbar ist (vgl. Fig. 47—52, 65—71).

Diese Entwicklung der jungen Chromosomen hat wahrscheinlich in einer Imbibition der Chromatinfädchen mit Kernsaft ihren Grund; eine solche würde ja notwendigerweise eben das bewirken, was wir hier gefunden haben, nämlich eine Dickenzunahme der Fädchen und gleichzeitig eine Ausrichtung ihrer scharfen Biegungen.

Es erübrigt nur noch, das Verhalten der schon früher (S. 460) besprochenen Längsspalte der jungen Chromosomen etwas näher zu betrachten.

Es wurde schon im ersten Kapitel erwähnt, daß in der Anaphase ausnahmsweise eine deutliche Längsspalte der Tochterchromosomen vorgefunden wurde (Fig. 79). — In der Telophase werden auch zuweilen Bilder gefunden, die sich nur dadurch erklären lassen, daß in einem Chromosom anstatt einer chromatischen Spirale deren zwei gebildet worden sind (Fig. 42 links). — Bei dem Wiedererscheinen der Spiralfädchen in der Prophase habe ich auch in seltenen Fällen (Fig. 64*) ähnliche Bilder wahrgenommen, während sie mir auf einem etwas späteren Stadium (Fig. 48, 65—66) nie begegnet sind.

Ich habe diese nur ausnahmsweise vorkommenden Längsspaltungen der Chromatinfädchen auf früheren Stadien hier zusammengestellt, ohne daß ich noch entscheiden kann, ob sie unter sich oder mit der konstant auftretenden Prophasenspalte[1]) in ursächlicher Verbindung stehen.

Das erste Auftreten dieser Spalte wird in dem in Fig. 67 abgebildeten Kerne demonstriert, dessen Schwesterkern in Fig. 66 abgebildet worden ist. — Sowohl der Verlauf der Fädchen als auch ihre Dickenverhältnisse lassen hier keinen Zweifel übrig, daß die beiden Längshälften eines Fädchens durch Längsspaltung desselben gebildet worden sind.

Die Längsspalte wird jetzt eine Zeitlang immer deutlicher, indem die beiden Hälften weiter voneinander entfernt werden (Fig. 68). — Die noch existierende Spiraldrehung der Fädchen gibt sich dann hier in einer vielfach wiederholten Überkreuzung der Schwesterfädchen einen, von dem entsprechenden Stadium der Spermatocyten zahlreicher Formen wohlbekannten, Ausdruck[2]).

---

[1]) Die Prophasenspalte läßt sich nach Eisenhämatoxylinfärbung deutlicher nachweisen als in Saffraninpräparaten.

[2]) Grégoire (1907) bildet in einer soeben erschienenen Arbeit aus den Sporocyten-Kernen verschiedener Pflanzen Chromatinfädchenpaare ab, die in ihrer Anordnung derjenigen meiner Fig. 68 völlig entsprechen. — Er sieht dabei in dem Auftreten solcher Formationen ein neues Indicium, daß die nachfolgende heterotypische Teilung eine Reduktionsteilung sei. Er sagt (Pag. 372): «dans la plupart des objets, les deux filaments . . . ne tardent pas à montrer des écartements plus ou moins considérables, parfois très considérables, et en outre, ils sont plus ou moins notablement entrelacés l'un autour de l'autre. Les entrelacements sont absolument caractéristiques de la prophase hétérotypique (hier gesperrt).»

In derselben Arbeit finden wir später (Pag. 379) auch folgendes: «l'origine que nous attribuons au spirème épais (durch eine Konjugation zweier Fädchen) explique seule les grands écartements qui se manifestent entre les deux fila-

Die später erfolgende Verschmelzung beider Fädchen und die der definitiven Teilung vorangehende innere Differenzierung der Chromosomen (siehe Kap. A und Fig. 69—74) zeigen, daß die beiden Längshälften der Prophase nicht sicher als mit den später getrennten Tochterchromosomen identisch betrachtet werden können. — Bei einer zukünftigen Deutung dieser früh auftretenden Längsspalte der Chromosomen und der relativ großen Entfernung beider Hälften muß aber ausdrücklich in Betracht gezogen werden, daß solche Formationen sowohl in propagatorischen als auch in somatischen Zellen vorkommen.

Das Verhalten der Chromosomen zur Zeit der Auflösung der Kernmembran und ihre Befestigung auf die Spindel ist schon im ersten Abschnitt besprochen worden.

Als wesentliche Resultate meiner Beobachtungen über die Kernstrukturen in *Allium* lassen sich folgende Tatsachen zusammenstellen:

1. In jedem Chromosom wird in der Telophase ein dünner, in der ganzen Länge des Chromosoms spiralig verlaufender Chromatinfaden herausdifferenziert.

2. Während die achromatische Substanz der Chromosomen aufgelöst wird, werden die Windungen der chromatischen Spiralfäden durch Anastomosen verbunden und bilden so das Kernnetz.

3. In der Prophase werden die Anastomosen wieder aufgelöst, und die in den alten Chromosomen endogen entstandenen Chromatinspiralen entwickeln sich zu den Chromosomen der folgenden Mitose.

Die *Allium*-Chromosomen stimmen also in betreff ihres Verhaltens im Kern mit den Chromosomenenden von *Ascaris megal.* aufs beste überein. Der einzige Unterschied besteht darin, daß in *Ascaris* jedes

---

ments strepsinématiques, dès le début du dédoublement longitudinale clair. — écartements qui font de ce «dédoublement» une chose toute différente d'une division longitudinale somatique (hier gesperrt). Cela indique que les deux apparentes «moitiés longitudinales» ne sont pas de vraies moitiés provenant d'un clivage réel, mais deux filaments indépendants accolés.»

Durch das Auftreten ebensolcher Formationen in der Prophase somatischer Zellen wird die Lehre einer allgemein existierenden Reduktionsteilung auch dieser Stütze beraubt.

Chromosomenende in einen Kernfortsatz umgebildet wird, während in *Allium* die von einer gemeinsamen Kernmembran umschlossenen Chromosomen an der Bildung eines gemeinsamen Kernnetzes teilnehmen.

Damit ist aber auch die oben (S. 477) gestellte Frage, ob die in den Chromosomenenden von *Ascaris* zum Vorschein tretenden inneren Vorgänge mit ihrer späteren Diminution in ursächlicher Verbindung stehen, beseitigt worden. — Ihre völlige Übereinstimmung mit der in den *Allium*-Chromosomen sich abspielenden Metamorphose beweist, daß das endogene Entstehen eines chromatischen Spiralfadens in den alten Chromosomen, sowie auch die Entwicklung der neuen Chromosomen auf Grundlage ebensolcher Fädchen Vorgänge sind, die normal zwischen je zwei Kernteilungen eintreten.

In *Allium* wurde aber auch gezeigt, daß die Spiralfädchen der Telophase sich durch das Ruhestadium des Kernes kontinuierlich in diejenigen der Prophase verfolgen lassen, — daß also, mit andern Worten, die in den alten Chromosomen endogen entstehenden Chromatinfädchen schon junge Chromosomen der zunächst folgenden Mitose repräsentieren.

In der botanisch-cytologischen Literatur spielen verschiedene Arten von *Allium* eine große Rolle. Es würde hier zu weit führen, alle die Beobachtungen über *Allium* zu erwähnen, die sowohl in den umfassenden botanischen Werken von Strasburger (1880—1884), Guignard (1891) u. a. als auch in Spezialarbeiten zerstreut vorgefunden werden. — Unter den Arbeiten, in denen die Zellteilung von *Allium* mehr eingehend behandelt worden ist, möchte ich hier auch nur diejenigen von Ishikawa (1897), Mottier (1897), Schaffner (1898), Nemec (1899), Berghs (1904 a. b.), Merriman (1904), Grégoire et Wygaerts (1904) und Grégoire (1906, 1907) erwähnen.

Im folgenden werde ich einzelne Punkte zur Diskussion aufnehmen, auf denen meine Resultate mit denjenigen der erwähnten Forscher in Widerspruch stehen, oder die durch meine oben referierten Beobachtungen aufgeklärt werden können.

1. In betreff der Chromosomenzahl scheint es in der Literatur als eine allgemein bekannte Tatsache zu gelten, daß *Allium* in den somatischen Zellen 16 Chromosomen habe. — Diese Zahl wird in der früheren Literatur sowohl von Strasburger als von Guignard im Vorübergehen erwähnt. — Eine wirkliche Feststellung der Chromosomenzahl wird dann von Ishikawa (1897) versucht, und zwar mit

dem Resultat, daß er wohl in den somatischen Zellen 16 Chromosomen, in den Zellen der ganzen Keimbahn aber (von den Urpollenzellen an) die reduzierte Zahl 8 zu sehen glaubt. Als einzige Illustration dieser Zahlenverhältnisse bildet er zwei Kerne ab (Fig. 7 u. 8), von denen er aber selbst bemerkt (S. 198), »daß dieselben von einem ziemlich dicken Schnitt stammen, so daß die Kernsegmente in größerer Zahl vorhanden zu sein scheinen, als es in der Tat der Fall ist.«

Diese Angabe, die, wie man sieht, sowohl in betreff der Prämissen als der Konklusion von recht zweifelhaftem Wert ist, und die auch schon in demselben Jahre von Mottier (1897) scharf kritisiert wurde, repräsentiert, soweit ich finden konnte, den einzigen Versuch, die Chromosomenzahl in *Allium* wirklich zu demonstrieren. — Zwar erwähnt Schaffner (1898) die Entstehung von »sixteen definite loops« aus dem »chromatin band«; — und Grégoire (1906, S. 340) definiert den *Allium*-Kern als »une cavité vacuolaire contenant 16 chromosomes alvéolisés«. Sie machen aber beide keinen Versuch, die Richtigkeit dieser Zahl zu beweisen.

Merriman (1904) ist auf der andern Seite zu dem Resultat gekommen, daß (S. 195) »in vegetative cells of *Allium* the spireme is not invariably broken into sixteen chromosomes, as has been maintained by other investigators«. Sie glaubt, daß die Chromosomenzahl inkonstant sei — »apparently varying from ten to thirty or more«.

Als Resultat meiner Beobachtungen möchte ich zuerst die außerordentliche Schwierigkeit einer Zählung der Chromosomen in *Allium* hervorheben. — Vor der Auflösung der Kernmembran liegen die bandförmigen Chromosomen so gedrängt, und sie haben mit ihrer Spiraldrehung einen so unregelmäßigen Verlauf, daß eine sichere Zahlenangabe auf diesem Stadium ausgeschlossen scheint. — Auch während der Mitose stößt eine Chromosomenzählung auf große Schwierigkeiten. Man darf hier nicht, wie in so vielen andern Objekten, auf einem Querschnitt die ganze Äquatorialplatte mit sämtlichen Chromosomen vorzufinden hoffen; wegen der eigentümlichen Lagebeziehungen der Chromosomen auf der Spindeloberfläche (Fig. 53, 54) wird man auf Querschnitten der sich teilenden Zellen eine stark variierende Anzahl Chromosomenquerschnitte vorfinden. Die Zahl wird ja nämlich davon abhängig sein, wie viele Chromosomen bei der Auflösung der Kernmembran ihre V-Form behalten haben, und wieviel in der Richtung der Spindelachse ausgestreckt worden sind.

Vielleicht läßt sich Merrimans Angabe einer variierenden Chromosomenzahl durch diese Verhältnisse erklären.

Eine sichere Zählung der *Allium*-Chromosomen läßt sich nach dem obigen weder in der Pro- noch in der Metaphase ausführen; auch in der Anaphase wird man aber nur selten Bilder finden können, die eine absolute Zahlenbestimmung erlauben. In Seitenansicht decken sich die V-förmig gebogenen Chromosomen, und bei einer Untersuchung aufeinanderfolgender Querschnitte einer Tochterplatte ist es oft nicht möglich zu entscheiden, ob die in einem Schnitte gefundenen Chromosomen dieselben, die auch im Nachbarschnitte vorhanden waren, oder andre sind. — Nur wenn man die Umbiegungsstellen der V-förmig gebogenen Tochterchromosomen vor Augen hat, läßt sich eine Zählung ausführen.

Ein solcher Fall ist in Fig. 56 abgebildet worden. Es geht aus diesem Bilde mit Sicherheit hervor, daß mehr als 16 Chromosomen in *Allium cepa* vorhanden sind. In dem hier abgebildeten Schnitte konnte ich 20—21 Chromosomen unterscheiden; im Nachbarschnitte waren noch drei vorhanden. Ich möchte daher die Chromosomenzahl auf etwa 24 veranschlagen.

2. Wir gehen jetzt zur Frage über, ob und wie meine Resultate der Kernstrukturen in *Allium* mit den früheren Beschreibungen desselben Objekts in Übereinstimmung gebracht werden können. Auf der einen Seite steht hier die von Nemec (1899) und Merriman (1904) gehaltene Anschauung der Chromosomen als von ursprünglich getrennten Chromatinscheiben zusammengesetzt; auf der andern Seite die Vacuolisierungshypothese Grégoires (1904, 06).

Eine Vermittlung zwischen der zuerst erwähnten Hypothese und meinen eignen Resultaten scheint mir keine Schwierigkeit zu bieten.

Nach Nemec (S. 317) ist in den Chromatinfäden »deutlich eine Zusammensetzung aus Chromatinscheiben und achromatischer Verbindungssubstanz zu erkennen«. — Ein Blick auf die in meinen Figg. 41—44, 57—58 abgebildeten Kerne genügt, um zu zeigen, daß zwischen unsern Beobachtungen kein wirklicher Gegensatz existiert.

Auch Merrimans Auffassung der Chromosomen als eine (S. 194) »succession of rings« läßt sich verstehen, wenn man Prophasenbilder, wie meine Figg. 63 und 64, sowie Querschnittsbilder, wie Fig. 75—78, betrachtet.

Im prinzipiellen Gegensatz zu meiner Spiralfadentheorie steht dann noch die von der Grégoireschen Schule verfochtene Vacuolisierungshypothese, nach welcher die Chromosomen unter Flüssigkeitsaufnahme schwammartig aufschwellen, bis sie, durch Anastomosen verbunden, zuletzt ein zusammenhängendes Kernnetz bilden.

In einigen Punkten stimmen meine Resultate mit denen Grégoires überein. Wie er, so muß auch ich eine Erhaltung der Chromosomenindividuen während der Kernruhe bestimmt verfechten; ein Zerfall der Chromosomen findet ebensowenig wie eine Verschmelzung derselben zu einem zusammenhängenden Kernfaden statt. Anastomosen können zwar sowohl im Kern als nach Auflösung der Kernmembran zwischen den Chromosomenenden gebildet werden (Fig. 52a); dadurch wird aber die Selbständigkeit der einzelnen Chromosomen nicht beeinflußt.

Auch in einem andern Punkte kann ich Grégoire unbedingt zustimmen, indem ich in den *Allium*-Chromosomen keine Zusammensetzung aus mikroskopisch wahrnehmbaren, morphologischen Einheiten habe nachweisen können. Während der Mitose ist eine solche Zusammensetzung völlig ausgeschlossen, und die Chromatinkörnchen, die im Kern zuweilen zum Vorschein kommen, sind in ihrem ganzen Verhalten so variabel, daß sie wahrscheinlich nur als Kunstprodukte zu betrachten sind.

In betreff der Vacuolisierungshypothese gilt es, wie es auch mit den früher erwähnten Hypothesen der Fall war, daß die tatsächlichen Verhältnisse, auf welche sie begründet ist, zu meinen Beobachtungen in keinem Widerspruch stehen. — Unter meinen in verschiedener Weise fixierten Schnittserien habe ich auch solche gefunden, in welchen die Kernstrukturen mit denjenigen der Grégoire-schen Abbildungen große Ähnlichkeit zeigen. — Zwischen diesen Bildern und denjenigen, die auf Taf. XIII und XIV möglichst naturgetreu wiedergegeben worden sind, kommen auch verschiedene Übergänge vor; ich habe daher die beste Gelegenheit gehabt, aus persönlicher Erfahrung die Grundlage unsrer so verschiedenen Theorien zu studieren.

Ich habe oft genug gesehen, wie in den Chromosomen der Telophase eine Vacuolisierung vorgetäuscht werden kann. Bei der Undurchsichtigkeit der Eisenhämatoxylinfärbung ist es nämlich oft schwierig, den Verlauf des chromatischen Spiralfadens zu verfolgen; die zwischen seinen Windungen befindliche achromatische Substanz kann dann leicht den Eindruck im Innern des Chromosoms liegender Vacuolen machen. Grégoire sagt (1906, S. 319) über *Allium*, daß »les alvéoles sont distribuées en une seule rangée le long du chromosome. C'est ce qui donne aux bandes spongieuses une certaine régularité.« — Dies stimmt mit der meistens recht regelmäßigen Spiraldrehung des Chromatinfadens sehr wohl überein. Aber auch

eine mehrreihige Anordnung der Vacuolen kann in vielen Fällen vorgetäuscht werden, entweder dadurch, daß dichtliegende Spiralwindungen in schräger Ansicht gesehen werden (Fig. 41, b in der Mitte), oder durch das Auftreten mehrerer Spiralfäden in einem Chromosom (Fig. 42 links, Fig. 64).

Die Existenz spiralig gedrehter Chromatinfädchen läßt sich auch in Grégoires Abbildungen (G. & W. 1904, Fig. 9, 14, 24, Phot. 2, 3, G. 1906, Fig. 2, 10—11, 13—18) teils nur spurweise, teils aber auch sehr deutlich nachweisen. — Am deutlichsten tritt sie in den Prophasenbildern zum Vorschein; Grégoire erwähnt auch (S. 330), daß hier zuweilen »la bande chromosomique semble se derouler en un filament mince, fort allongé et présentant un contour en zigzags, comme s'il était constitué d'une série de petits arcs de cercle placés bout à bout (Fig. 14, 15)«.

Da Grégoire die Spiralfäden früherer Stadien nicht gesehen hat, versucht er, das Auftreten solcher Fädchen in der Prophase in folgender Weise zu erklären (S. 330): »En realité voici ce qui s'est passé. La bande primitive, nous l'avons vu, est formée par une rangée d'alvéoles. Les lamelles, soit longitudinales, soit transversales, qui limitent ces alvéoles, sont de diverses épaisseurs. Si la concentration, au lieu de se faire également dans toutes les parties de la bande chromosomique, se fait en sorte que la substance coule, pour ainsi parler, vers les portions plus épaisses de la structure, vers certaines lamelles, tantôt horizontales, tantôt verticales, en sorte, par conséquent, que ces lamelles s'épaississent aux dépens des autres, il en resultera un filament, constitué par la réunion, bout à bout, de toutes ces parties épaissies. Et comme ces parties peuvent être soit horizontales, soit verticales le filament total aura nécessairement une forme en zigzags.«

Vom Gesichtspunkte der Vacuolisierungshypothese verlangen die in der Prophase zum Vorschein tretenden Spiral-(Zickzack-)Fädchen wohl eine besondere Erklärung; die von Grégoire gegebene scheint mir doch nicht auszureichen, um das regelmäßige Auftreten und Aussehen solcher Fädchen zu begründen. — Wenn auch die Konzentration eines spongiösen Reticulums in der von Grégoire vorausgesetzten Weise geschieht, so daß gewisse Lamellen »tantôt horizontales, tantôt verticales« bevorzugt werden, so ist doch damit nicht gesagt, daß diese Lamellen zusammen ein regelmäßiges Zickzackband formieren würden. Es möchten zuweilen eine ganze Reihe vertikaler Lamellen zwischen je zwei horizontalen zu liegen kommen, und vice versa —

oder es möchten T- oder kreuzförmige Bilder zum Vorschein kommen können, indem die Lamellen nicht mit ihren Enden zusammenstoßen.

Um die Entstehung der Spiralfäden durch Konzentration eines vacuolisierten Substratums zu erklären, müßte man nicht nur eine Tendenz des Chromatins zu einer Bewegung »vers les portions plus épaisses de la structure«, sondern auch eine regulierende Kraft, die eine ziekzackförmige oder spiralige Anordnung dieser Lamellen sichern würde, voraussetzen.

Wie es aus meinen Befunden hervorgeht, sind in Wirklichkeit diese beiden Voraussetzungen überflüssig, indem die Spiralfäden der Prophase direkt aus denjenigen der Telophase hervorgehen.

In betreff der Anastomosenbildung im jungen Kerne bin ich auch zu Resultaten gekommen, die von denjenigen Grégoires verschieden sind. — Er läßt sie (Grégoire et Wygaerts 1904, S. 17, Grégoire 1906, S. 321) als eine Folge der dichten Anhäufung der Chromosomen schon beim Eingang zur Kernbildung entstehen, und zwar so, daß »ces liens latéraux entre les bâtonnets sont le résultat d'un phénomène analogue à celui qui se passe lorsque deux corps gélatineux, mis assez intimement en contact, sont ensuite graduellement écartés l'un de l'autre.«

Wenn diese Auffassung richtig wäre, so würde daraus folgen, daß alle während der Kernruhe überhaupt auftretenden Anastomosen schon bei der ersten Entfernung der Chromosomen im jungen Kern vorhanden sein müßten; auf späteren Stadien könnten sie nur nach intimer Berührung der Chromosomen gebildet werden.

Im Gegensatz dazu habe ich gefunden, daß die Chromosomen des jungen Kernes oft weit voneinander entfernt und immer scharf konturiert sind Fig. 40—44, 57—58)[1]. — Die Anastomosen treten erst später auf, und zwar — wie in *Ascaris* — zuerst als zarte achromatische Fädchen, die zwischen je zwei benachbarten Chromatinfädchen ausgespannt sind. Auf Kosten dieser Fädchen werden sie dann später chromatinhaltig. — Wie die achromatischen Anastomosen zuerst gebildet werden — ob durch eine Pseudopodienbildung von den Chromatinfädchen, oder ob sie aus dem Kernsaft herausdifferenziert werden — konnte ich nicht ermitteln.

In einem letzten Punkte möchte ich noch Grégoire entgegentreten, nämlich in betreff der Chromosomenteilung.

[1] Auch in Grégoires Abbildungen (1906 Fig. 1—2) werden ähnliche Verhältnisse vorgefunden.

Er hat in *Allium porrum*, wie ich in *A. cepa* (Fig. 67—70), eine Längsspalte der Spiralfäden in der frühen Prophase vorgefunden, und er zieht aus diesem Befunde sehr weitgehende Schlüsse. Auf seiner Vacuolisierungshypothese fußend, glaubt er der jetzt allgemein herrschenden Auffassung der Chromosomenteilung entgegentreten zu müssen, wie es aus folgendem Satze hervorgeht (1906, S. 345):

»La division longitudinale consiste simplement dans la formation de deux filaments aux dépens d'une bande du réseau.

De cette constatation faite sur l'*Allium porrum*, il resulte même plus encore: C'est que l'on ne peut pas, dans la cinèse somatique, considérer la division longitudinale comme ayant pour but de diviser en deux séries homologues une série primitive de corpuscules autonome, quels qui soient les corpuscules qu'on voudrait admettre.«

Meine Beobachtungen über die Chromosomenteilung geben ganz andre Resultate. — Sowohl die Prophasenspalte der Spiralfäden als auch die bei der definitiven Teilung der Chromosomen auftretende Spalte entstehen durch Längsspaltung eines zuvor einheitlichen Fadens. Wie sich daher auch beide Spalten zueinander verhalten, die Chromosomenteilung in *Allium* geschieht jedenfalls in einer den von Flemming (1880) und Roux (1883) zuerst begründeten Vorstellungen völlig entsprechenden Weise, indem die bandförmigen Chromosomen ihrer Länge nach in zwei morphologisch gleiche Toehterchromosomen zerlegt werden.

Interkinese von Amphiuma sp.?

Grégoires Vacuolisierungshypothese ist von Kowalski (1904) auch für tierische Zellen (Salamanderlarven) bestätigt worden. Später haben sich auch Häcker (1905) und A. und K. E. Schreiner (1906 a u. b) auf Grundlage verschiedener tierischer Objekte zugunsten dieser Hypothese ausgesprochen.

Ich habe daher auch die Gelegenheit benutzt, in einigen mir von Herrn Professor J. H. Mc' Gregor freundlichst überlassenen *Amphiuma*-Präparaten meine in *Ascaris* und *Allium* gewonnenen Resultate nachzuprüfen, und zwar habe ich hier das Verhalten der Chromosomen vom Beginn der ersten bis zum Ablauf der zweiten Reifungsteilung untersucht.

Die Präparate waren nach Fixation in Hermannscher Flüssigkeit mit Eisenhämatoxylin gefärbt worden. Die Schnitte waren zu dick, um eine Untersuchung der Querschnittsstrukturen der Chromosomen

zu erlauben; die folgende Darstellung bezieht sich daher nur auf die bei seitlicher Ansicht der Chromosomen wahrnehmbaren Strukturen.

Meine Resultate der ersten Reifungsteilung in *Amphiuma* stimmen mit der von Mc' Gregor (1899) gelieferten Beschreibung, sowie auch mit den von andern Amphibienforschern (Flemming, Meves, Janssens, Kingsbury, Schreiner) bekannt gemachten Verhältnissen so wohl überein, daß ein Hinweis auf meine Abbildungen (Fig. 80—85) an dieser Stelle genügen wird.

Zur Zeit der Trennung der V-förmig gebogenen Tochterchromosomen (Fig. 85) tritt in denselben eine sehr deutliche Längsspalte zum Vorschein. Diese Spalte wird in der späteren Anaphase oft noch deutlicher, indem die vier gegen den Äquator gerichteten Arme der Tochterchromosomen weit ausgespreizt werden (Fig. 86), so daß jedes Chromosom ein mehr oder weniger kreuzähnliches Aussehen bekommt.

Die Kernbildung wird, wie in *Allium*, durch eine dichte Zusammenlagerung der Tochterchromosomen (Fig. 87) eingeleitet. Während der bald wieder erfolgenden Entfernung der Chromosomen sind sie mittels einer gemeinsamen Kernmembran vom Cytoplasma getrennt, und die für die Interkinese charakteristischen Umbildungen fangen jetzt an.

Die Interkinese wird von Mc' Gregor (S. 80) als »a more complete resting stage than has been described in other Amphibians« besprochen; und in betreff des Wiedererscheinens der Chromosomen vor der zweiten Reifungsteilung finden wir die folgende Beschreibung: »The chromatin emerges from the spireme in the form of twelve V.'s longitudinally split, which are probably identical with those of the anaphase of the preceding division, though this cannot be stated with absolute certainty, for it is impossible to discover exactly, how the new double V.'s arise from the spireme. To all appearances the spireme gives rise to twelve rather thick chromosomes which become bent, and then split longitudinally, the halves remaining in close contact to form double V.'s.«

Auch Meves (1897, S. 61) beschreibt für *Salamandra maculosa* die Interkinese als ein »Dispiremstadium«, während welches »die im Dyaster der heterotypen Form aufgetretene Längsspaltung« undeutlich wird.

A. und K. E. Schreiner (1906b) ist es jedoch später gelungen, in die Interkinesestrukturen von *Salamandra* tiefer einzudringen. Sie haben die kreuzförmig vereinigten, aber sonst getrennt verlaufenden Längshälften der Tochterchromosomen von der Anaphase der

ersten Reifungsteilung während der ganzen Interkinese bis zu ihrer völligen Trennung in der zweiten Reifungsteilung kontinuierlich verfolgen können.

Meine Resultate über das äußere Verhalten der Chromosomen während der Interkinese in *Amphiuma* bestätigen Schreiners Befunde. — Auch hier divergieren die vier Arme jedes kreuzförmigen Chromosoms während der ganzen Interkinese voneinander, bis zuletzt die beiden ein Kreuz bildenden V-förmigen Bügel als Tochterchromosomen der zweiten Reifungsteilung voneinander getrennt werden (Fig. 87—98).

Wie oben erwähnt, werden die Chromosomen als Einleitung zur Kernbildung dicht zusammengelagert, um erst nach Bildung einer Kernmembran wieder voneinander entfernt zu werden (Fig. 87—88). Sie behalten jedoch während dieser Zeit ihre ursprüngliche Stellung, die Mittelpunkte der polaren Kernseite und alle freien Enden dem Äquator zugewendet.

Eine solche Anordnung bewahren die Chromosomen noch während der ganzen Interkinese; erst in der Prophase der zweiten Reifungsteilung findet eine Umlagerung derselben statt.

Die Kreuzform der Chromosomen ist auch die ganze Zeit deutlich nachweisbar; in günstigen Fällen (Fig. 88) kann man auf der polaren Seite des Kernes alle Gipfelpunkte der zwölf kreuzförmigen Chromosomen wahrnehmen. — Auch in seitlicher Ansicht der Kerne lassen sich die voneinander deutlich getrennten Kreuze oft nachweisen (Fig. 91, 92); in andern Fällen dagegen decken sich die annähernd parallel verlaufenden Chromosomenarme, so daß man nicht mit Sicherheit entscheiden kann, welche von ihnen zusammengehörig sind (Fig. 89—90). — Ein Vergleich der verschiedenen Bilder läßt jedoch keinen Zweifel übrig, daß die Form und Anordnung der Chromosomen in allen Fällen dieselben sind.

Nach der Kernbildung hat die die Centren einschließende »Sphäre« ihre ursprüngliche Lage an der polaren Seite des Kernes aufgegeben; sie wird während der Interkinese an beliebiger Seite des Kernes, etwa in der Mitte des Cytoplasmas vorgefunden, ohne auf die Stellung der Chromosomen einen nachweisbaren Einfluß zu üben.

Sobald aber die Centren in der Prophase der zweiten Reifungsteilung ihre Wirksamkeit wieder beginnen, findet auch eine Umlagerung der Chromosomen statt, und zwar mit dem Resultat, daß sie zur Zeit der Auflösung der Kernmembran wieder mit ihren Gipfel-

punkten den Centren oder richtiger der jungen Spindel[1]) zugewendet sind (Fig. 96). Während der Umlagerung werden die Chromosomen in anscheinend ganz unregelmäßiger Lage im Kern gefunden (siehe Fig. 92—96).

Meine Resultate über das äußere Verhalten der Chromosomen geben, wie aus dem obigen hervorgeht, wesentlich nur eine Bestätigung der schon in andern Amphibien beschriebenen Verhältnisse. — Die Chromosomen durchlaufen aber während der Interkinese auch innere Veränderungen, die jetzt betrachtet werden sollen.

Die ersten in meinen Präparaten nachweisbaren Veränderungen der Chromosomenarme (Fig. 87) sind darin zu ersehen, daß ihre Oberfläche mit regelmäßigen Zwischenräumen ausgebuchtet wird. Später werden zwischen solchen erhabenen Stellen benachbarter Chromosomen Anastomosen gebildet (Fig. 88).

Bald sieht man, daß die Chromosomen, wie in *Ascaris* und *Allium*, aus zwei verschiedenen Substanzen bestehen. Die chromatische Substanz wird nämlich auch hier auf einen spiralig verlaufenden Faden zurückgezogen, während die zwischen seinen Windungen liegende Substanz ihre Färbbarkeit verliert und im Kernsaft aufgelöst wird. — In Fig. 89 sind verschiedene Stadien dieser Differenzierung vertreten. Einige Chromosomen (in der Mitte des Kernes) haben ihr ursprüngliches Aussehen noch im wesentlichen bewahrt; nur ist ein schwacher Farbenunterschied zwischen den dunkleren erhabenen Leisten und der dazwischenliegenden helleren Substanz wahrzunehmen. — In andern Chromosomen desselben Kernes kann man aber deutlich die chromatischen Spiralfäden verfolgen, die vom Mittelpunkte des Kreuzes bis zum freien Ende der Chromosomenarme kontinuierlich verlaufen. Zuweilen (Fig. 89 rechts) läßt sich noch zwischen den Spiralwindungen eines Chromatinfadens eine hellgrau gefärbte achromatische Substanz nachweisen; in andern Fällen scheint der Faden nur von einer dünnen Membran, der Oberfläche des alten Chromosoms, umgeben zu sein (Fig. 89 links), oder sogar ganz frei zu liegen.

Wie in *Ascaris* und *Allium*, so kann man auch hier die Entwicklung dieser Spiralfäden zu den Chromosomen der nächstfolgenden Teilung direkt verfolgen. Fig. 90—94 illustrieren diese Entwicklung.

[1]) Die Konvexität der Spindel ist, wie bei *Enteroxenos*, sowohl vor der ersten als vor der zweiten Reifungsteilung auf der gegen die Chromosomen sich wendenden Seite erheblich größer als auf der andern (vgl. Fig. 82 und 96).

In Fig. 90 (links) läßt sich die Begrenzung der alten Chromosomenarme noch deutlich erkennen (vgl. Form und Größe der Chromosomen in Fig. 87); zur selben Zeit sieht man auch im Innern derselben die dichtliegenden Windungen je eines Spiralfadens. In demselben Kerne (rechts) sieht man die Spiralfäden im Begriff, sich auszufalten; die Grenzen der alten Chromosomen sind hier nur stellenweise nachweisbar. — Fig. 91—92 stellen Kerne eines ähnlichen Stadiums dar, in welchen die Chromosomen als dünne, spiralig gedrehte Chromatinfäden zum Vorschein treten. — Wie es ihrer Genese nach zu erwarten ist, haben diese dünnfädigen Chromosomen genau dieselbe Kreuzform wie die alten, und auch ihre gegenseitige Lage im Kern ist noch dieselbe wie früher.

Während ihrer Umlagerung in der Prophase der zweiten Reifungsteilung durchlaufen die Chromosomen auch die letzten Schritte ihrer Entwicklung. Diese bestehen, wie in *Ascaris* und *Allium*, in einer wahrscheinlich durch Flüssigkeitsaufnahme bewirkten Dickenzunahme mit gleichzeitiger Ausrichtung ihrer Spiralwindungen. — Die Dickenzunahme wird hier solange fortgesetzt, bis die Chromosomen genau dieselbe Größe und Form haben wie die alten Chromosomen bei ihrem Eintreten in die Kernbildung. — Wer daher die zwischenliegenden Stadien nicht gesehen hätte, würde wohl zweifellos den Schluß für berechtigt halten, daß die Tochterchromosomen der ersten Reifungsteilung, ohne wesentliche Veränderungen zu erleiden, in die zweite Teilung überführt worden seien.

Wie schon oben erwähnt, werden nun die kreuzförmigen Chromosomen mit ihren Mittelpunkten auf die Spindel befestigt (Fig. 96), während ihre freien Enden von der Spindelachse hinweggewendet sind. Im Anfang divergieren noch alle vier Arme eines Chromosoms voneinander; später nähern sich auf jeder Seite des Insertionspunktes je zwei derselben, so daß in der fertigen Äquatorialplatte jedes Chromosom aus zwei parallelen, aber völlig voneinander getrennten, V-förmig gebogenen Tochterchromosomen besteht (Fig. 97).

Nach ihrer Trennung gehen dieselben, immer noch V-förmig gebogen, in die Bildung der Spermatidenkerne hinein (Fig. 98—99); dabei zeigen sie wieder eine Tendenz zu spiraliger Drehung. — Die weitere Entwicklung der Spermatidenkerne ließ sich in meinen Präparaten nicht verfolgen.

Es geht aus dem obigen hervor, daß ich, wie früher Grégoire (1906) und Kowalski 1904), zwischen den Kernstrukturen in *Allium*

und bei Amphibien eine fundamentale Übereinstimmung gefunden habe. — Zwischen unsern Resultaten besteht daher in betreff der Amphibienchromosomen derselbe Gegensatz, der oben schon für *Allium* besprochen wurde, indem die von mir beschriebene Spiraldrehung und innere Differenzierung der Chromosomen von den belgischen Forschern als eine Vacuolisierung gedeutet worden ist.

Da in Kowalskis Arbeit jedoch keine Tatsachen vorgelegt worden sind, die als neue Beweise für die Vacuolisierungshypothese gelten können, kann ich mich hier darauf beschränken, auf meine früheren Auseinandersetzungen (S. 487—491) hinzuweisen. — Nur möchte ich erwähnen, daß auch in Kowalskis Abbildungen ein spiraliger Verlauf der Chromatinfäden stellenweise sichtbar ist (Kowalski 1904, Fig. 5, 8, 11).

Der in den Amphibienchromosomen endogen entstehende Spiralfaden ist, soweit mir bekannt, früher nur von Janssens (1901) und zwar nur im Vorübergehen erwähnt worden[1]). Er beschreibt innerhalb der alten Chromosomen von *Triton* einen dünnen Chromatinfaden, der (S. 59) »y décrit des spirales tantôt droites tantôt gauches, et parfois il suit une ligne parallèle à la direction du chromosome. On le voit aller de côté et d'autre, il prend la forme de L, de Z et de S . . . .« — Diese Beschreibung ist wohl zweifellos auf eine Fadenstruktur, wie die von mir gefundene, zu beziehen; nur ist, wahrscheinlich durch die Fixation, die Kontinuität des Fadens stellenweise unterbrochen.

Zuletzt möchte ich hier noch erwähnen, daß die von A. und K. E. Schreiner (1906 b) gegebenen Abbildungen, sowie auch ihre Beschreibung der Salamanderchromosomen, auf eine Übereinstimmung dieser Art mit *Amphiuma* nicht nur in dem äußeren Verhalten der Chromosomen, sondern auch in betreff ihrer inneren Entwicklung hindeuten. — Die Verfasser beschreiben, wie in der Prophase der zweiten Reifungsteilung (S. 432): »die Schenkel der Chromosomen etwas in die Länge« wachsen, »gewöhnlich etwas gefaltet und an vielen Stellen geknickt« werden; ihre Abbildungen (Fig. 30—35) lassen dabei durch ihre Übereinstimmung mit den entsprechenden Stadien in *Amphiuma* vermuten, daß die Verfasser in Wirklichkeit nicht eine

[1] Möglicherweise sind auch die von Rabl (1885, S. 246) beschriebenen »eigentümlichen, an beiden Enden häckchenförmig umgebogenen Stäbchen«, die er einmal in Amphibienchromosomen vorgefunden hatte, als ebensolche Spiralfädchen zu deuten.

Verlängerung und Faltung der alten Chromosomen, sondern vielmehr eine Ausfaltung der jungen Spiralfädchen vor Augen gehabt haben.

Diskussion der Kernstrukturen.

Das Verhalten der Chromosomen im Kern ist im vorhergehenden in drei systematisch sehr weit entfernten Formen — in *Ascaris megal.*, *Allium cepa* und *Amphiuma sp.*? — verfolgt worden. Es wird dann auch von Bedeutung sein, die hierbei gewonnenen Resultate zu vergleichen.

In allen Objekten haben wir in den Chromosomen der Telophase die endogene Entstehung eines chromatischen Spiralfadens verfolgen können, sowie auch die Entwicklung der Chromosomen der nächstfolgenden Prophase auf Grundlage eines ebensolchen Fadens. — Eine Kontinuität der Telophasenstrukturen mit denjenigen der Prophase ließ sich in *Allium* und *Amphiuma* sicher konstatieren, in *Ascaris* als überwiegend wahrscheinlich bezeichnen.

Schon diese auffallende Übereinstimmung der Chromatinstrukturen in Nematoden-, Pflanzen- und Amphibienkernen läßt vermuten, daß die hier gefundenen Verhältnisse auch in andern Objekten gefunden werden mögen. Eine solche Annahme wird bei Durchsicht der einschlägigen Literatur, der botanischen sowohl als der zoologischen, sehr wesentlich gestützt.

Eine Spiraldrehung der Prophasenchromosomen ist in zahlreichen Abhandlungen abgebildet worden, obwohl sie nur selten direkt beschrieben worden ist. Ich brauche hier nur die Arbeiten von Strasburger (1884) und Guignard (1891) zu erwähnen, in welchen eine Spiraldrehung der jungen Chromosomen in zahlreichen Abbildungen wiedergegeben worden ist. Boveri (1899) bildet in *Ascaris* spiralig gedrehte Chromosomenenden ab, und aus den Arbeiten der letzten Jahre möchte ich, außer den schon oben besprochenen von Grégoire und seinen Schülern, auch auf die von A. und K. E. Schreiner gegebenen Abbildungen von *Tomopteris*- (1906a Fig. 65—70) und *Spinax*-Kernen (1906b Fig. 41) hinweisen.

Ebenso häufig sind in der Telophase Chromosomenstrukturen abgebildet und beschrieben worden, die unter der Annahme einer innerhalb der Chromosomen verlaufenden Chromatinspirale eine Erklärung finden können. — Von einigen Forschern (Reinke 1895, Hof 1898) ist bei der Kernbildung eine Zerlegung der Chromosomen in zwei

parallele Körnchenreihen beschrieben worden, von andern (Strasburger 1884, Van Beneden 1887, Nemec 1899, Merriman 1904) ist in der Telophase eine Querstreifung der Chromosomen nachgewiesen worden.

Es ist einleuchtend, daß die von mir beschriebene Spiraldrehung der endogen entstandenen Chromatinfädchen diesen beiden Auffassungen zugrunde liegen mag[1]). — In seitlicher Ansicht der Chromosomen werden die dichtliegenden Windungen eines oberflächlich verlaufenden Spiralfadens sehr oft den Eindruck einer Querstreifung machen können, während auf Längsschnitten eines solchen Chromosoms die aufeinanderfolgenden Querschnitte der Spiralwindungen als ebenso viele in zwei parallelen Reihen angeordneten Chromatinkörnchen zutage treten müssen.

In ähnlicher Weise lassen sich, wie schon oben (S. 488) erörtert wurde, die für die Vacuolisierungshypothese (Van Beneden, Grégoire u. a.) zugrunde liegenden Bilder auch durch die Existenz einer in den Chromosomen verlaufenden Chromatinspirale erklären.

Eine Pseudopodienbildung der Chromosomen (Rabl, Boveri) findet auch während ihrer von mir beschriebenen Metamorphose statt, und zwar indem das Chromatin von den jungen Spiralfädchen auf die Anastomosen verteilt wird. — Ob dabei die zuerst achromatischen Anastomosen auch als Pseudopodien von den Fädchen gebildet worden sind, ließ sich in meinen Präparaten nicht entscheiden.

Die Annahme einer weiten Verbreitung der in dieser Arbeit beschriebenen Kernstrukturen wird auch durch eine von A. und K. E. Schreiner (1906b) gegebene Mitteilung über das Verhalten der Chromosomen in *Myxine* gestützt, obwohl dieselbe vorläufig nur für einen Spezialfall — nämlich für die Entwicklung dünnfädiger Schlingen aus den »lockeren Chromatinbügeln« der jungen Spermato-

[1] In dieser Verbindung möchte ich einen alten Befund Rabls (1885, S. 285) erwähnen, der wahrscheinlich auch in derselben Weise zu deuten ist. — Er hat »an stark gelockerten Tochterknäueln aus dem Hoden vom Proteus« mehrmals »eine interessante Eigentümlichkeit an den Knäuelfäden wahrgenommen«, indem sie »aus blasser ‚hyaloplasmatischer' Substanz« bestanden, »in welcher zahllose feine chromatische Körnchen eingelagert waren«. — »Manchmal scheinen die Körner in Doppelreihen zu liegen, so daß es anssieht, als ob die Knäuelfäden der Länge nach gespalten wären«. Er nimmt aber an, »daß die scheinbare Längsspaltung dadurch zustande kommt, daß die Körnchen in den hyaloplasmatischen Strängen nicht gleichmäßig verteilt sind, sondern hauptsächlich an deren Oberfläche liegen; betrachtet man dann einen Knäuelfaden im optischen Längsschnitte, so muß eine Längsspaltung vorgetäuscht werden.«

cyten — Geltung hat. Dieser Vorgang wird (S. 455) in folgender Weise beschrieben:

»Man bekommt den Eindruck, daß sich innerhalb der Grenzen der lockeren Schlingen gefaltene oder spiralig gewundene Fäden herausdifferenzieren, die aus aneinandergereihten Chromatinkörnchen aufgebaut sind (Fig. 89), und daß die dünnen, scharf begrenzten, perlschnurähnlichen Fäden durch Streckung und weitere Kondensation dieser unregelmäßigen Fadenzüge hervorgehen.«

Hier ist, wie man sieht, für die später konjugierenden Chromatinfädchen der Spermatocyten in *Myxine* eine Genese beschrieben, derjenigen völlig entsprechend, die für die Kernstrukturen somatischer Zellen in den von mir untersuchten Objekten Geltung hat.

Die Möglichkeit einer allgemeinen Gültigkeit dieses Verhaltens, zwar nicht in der von mir beschriebenen Weise, ist auch von A. und K. E. Schreiner in der folgenden Anmerkung angedeutet: »Wenn die Weise, auf die wir uns die Bildung der perlschnurähnlichen Schlingen der Reifungsperiode aus den nach allen Spermatogonienteilungen auf ähnliche Weise zum Vorschein kommenden lockeren Chromatinbügeln vorstellen, dem tatsächlichen Verhalten entspricht, dann scheint sich daraus ergeben zu müssen, daß auch in den Chromosomen der Kernruhe die Chromatinkörnchen eine einigermaßen reihenweise Anordnung haben, und daß diese imaginären Chromatinfäden in den geformten Chromosomen der Mitose sozusagen zusammengefaltet liegen.«

Derselbe Gedanke einer zwar unsichtbaren Drahtfederstruktur der Chromosomen wurde, mit Ausgangspunkt in den spiralig gedrehten Chromatinfäden der Prophase, schon 1884 von Strasburger ausgesprochen, indem er mit Bezug auf *Fritillaria imperialis* folgendes schreibt (S. 250): »An vielen Orten hat es den Anschein, als wenn die zarten Stränge des Netzwerkes sich drahtfederartig einrollen, die Windungen verschmelzen möchten und so der dickere Strang erzeugt würde; doch mag die Dickenzunahme der Stränge auch in einfacherer Weise als unmittelbare Folge der Verkürzung sich einstellen.«

Wie meine Beobachtungen zeigen, ist nur die letzte Annahme Strasburgers zutreffend. Während der Mitose besteht keine Drahtfederstruktur der Chromosomen; ihre alte Spiraldrehung ist nur spurweise oder gar nicht mehr vorhanden; die neue, auf die zunächst folgende Kernruhe zielende, setzt aber erst nach Ablauf der Mitose ein.

Ich halte es nach dem obigen für wahrscheinlich, daß die in dieser Arbeit für *Ascaris*, *Allium* und *Amphiuma* beschriebenen Kernstrukturen eine weitere Verbreitung haben. — Auch bei einer fundamentalen Übereinstimmung der Chromosomenentwicklung wird man jedoch erwarten müssen, in ihren Einzelheiten Unterschiede zu finden. In der Tat repräsentieren schon die drei von mir untersuchten Formen nicht weniger als drei verschiedene Typen in betreff des Verhaltens der Chromosomen. — Bevor weitere Schlüsse aus meinen Resultaten gezogen werden können, müssen daher auch die Unterschiede dieser Formen etwas näher betrachtet werden.

Unter den drei Objekten, den Furchungskernen von *Ascaris*, den vegetativen Kernen von *Allium* und dem Kern der Interkinese von *Amphiuma*, wird man wohl a priori erwarten müssen, in *Allium* die am meisten typischen Verhältnisse vorzufinden. Die *Ascaris*-Chromosomen lassen sich ihrem ganzen Verhalten nach nur mit Vorsicht als Grundlage allgemeiner Schlüsse benutzen, und was *Amphiuma* anbelangt, so verhalten sich die Chromosomen hier wohl typisch genug; das von mir untersuchte Stadium aber, die Interkinese, ist nicht ohne weiteres einer typischen »Kernruhe« zur Seite zu stellen. — Es zeigt sich dann auch, daß nur in *Allium* ein vollständiges und auch völlig klares Bild der Chromosomenverhältnisse gefunden wird, während die bei den andern Formen gemachten Befunde durch einen Vergleich mit *Allium* vervollständigt oder erklärt werden müssen.

Ein Unterschied zwischen den drei Arten scheint in dem Verhalten der Chromosomen zur Kernmembran zu bestehen.

In *Allium* und *Amphiuma* werden sämtliche Chromosomen in ganzer Länge mittelst einer gemeinsamen Kernmembran in den Kern eingeschlossen; sie liegen dort anscheinend ganz frei im Kernsaft, und nur die peripher gelegenen Chromosomen kommen mit der Kernmembran in Berührung.

In *Ascaris* dagegen bewahren die Chromosomenenden eine größere Selbständigkeit, indem jedes in einen Kernfortsatz umgebildet wird, und so nur durch Vermittlung des centralen Kernteiles seine Verbindung mit den übrigen Chromosomenenden aufrecht hält. Wie verhält sich nun in diesen Kernfortsätzen die Kernmembran? Schließt sie auch hier die Chromosomen ein? Liegen, mit andern Worten, die Chromosomenenden innerhalb der Kernfortsätze, oder sind sie mit denselben identisch?

In *Allium* und *Amphiuma* wird die Kernbildung durch eine dichte Annäherung der Chromosomen (»tassement polaire», Grégoire)

eingeleitet, wodurch alle körnigen Bestandteile des Cytoplasmas zur Seite geschoben werden. — Von diesem Stadium an beginnt von seiten der Chromosomengruppe eine starke Anziehung hyaliner Flüssigkeit, die zwischen und um die Chromosomen angesammelt wird. Dieselben werden dadurch voneinander entfernt, während das Cytoplasma immer weiter zurückgeschoben wird. Dabei entsteht auf der inneren Grenzfläche des Cytoplasmas die Kernmembran. Von welcher Substanz die Kernmembran gebildet wird, ob aus dem Cytoplasma oder von seiten des Kernes, läßt sich wegen ihrer Lage auf der Grenzfläche beider Gebilde wohl kaum entscheiden. Verschiedene Tatsachen deuten aber darauf hin, daß eine geschlossene, außerhalb sämtlicher Chromosomen verlaufende Membran, als selbständiges Gebilde überhaupt nicht existiert.

Eine Membranbildung kann, etwa als Ausdruck verschiedener chemischen oder osmotischen Verhältnisse, auf der Grenze zwischen Chromosomen und Kernsaft oder Chromosomen und Cytoplasma ebensowohl stattfinden, als zwischen Kernsaft und Cytoplasma. — Daß auf der Chromosomenoberfläche eine Membran ausgeschieden werden kann, geht aus den in *Amphiuma* gefundenen Verhältnissen hervor, wo (Fig. 89) die Windungen eines im Kerninnern liegenden Spiralfadens von einer dünnen Membran umschlossen sind. — Ein ähnlicher Fall ist auch von Janssens (1901, Fig. 80a) abgebildet worden.

Die peripher gelegenen Chromosomenteile eines *Allium*- oder *Amphiuma*-Kernes liegen oft auf langen Strecken dem umgebenden Cytoplasma dicht an; es ist zwischen beiden nur eine einfache Membran ausgeschieden, und es läßt sich hier nicht entscheiden, ob dieselbe die Chromosomenmembran oder ein Stück der Kernmembran repräsentiert. —

Die auf der inneren Grenzfläche des Cytoplasmas kontinuierlich ausgeschiedene Kernmembran mag daher von verschiedener Natur sein, indem sie stellenweise auf der Grenze zwischen Cytoplasma und Kernsaft, an andern Stellen aber zwischen Cytoplasma und Chromosomen gebildet worden ist.

Damit ist aber auch der Gegensatz zwischen den *Allium*- und *Amphiuma*-Kernen auf der einen Seite und denen von *Ascaris* auf der andern hinfällig geworden. — Die Chromosomenenden von *Ascaris* sind während ihrer ersten Umbildung nicht von Kernsaft umgeben; ihre Oberfläche liegt, wie es auch mit den peripheren Chromosomen der eben besprochenen Kerne der Fall war, — dem

Cytoplasma direkt an, und es wird auf der Grenzfläche eine einfache Membran ausgeschieden. Dieselbe ist zwar als ein Teil der Kernmembran zu betrachten, sie repräsentiert aber auch die Oberfläche der alten Chromosomenenden, die also als mit den Kernfortsätzen identisch betrachtet werden müssen.

Ein andrer Gegensatz in der Kernbildung scheint zwischen *Ascaris* und *Allium* auf der einen Seite und *Amphiuma* auf der andern zu bestehen. In den beiden ersten haben wir ein Stadium sehr feiner Verteilung des Chromatins vorgefunden, indem die in den alten Chromosomen endogen entstandenen Chromatinfädchen lang ausgestreckt wurden und in die Bildung eines Kernnetzes hineingingen. In *Amphiuma* dagegen beginnen die Spiralfäden, sobald sie von der Hülle der alten Chromosomen befreit worden sind, ihre Entwicklung zu den Chromosomen der folgenden Mitose, ohne daß ein Kernnetz überhaupt existiert hat. — Dieser Unterschied hängt aber, wie es auch von andern Objekten bekannt ist, augenscheinlich mit einem andern zusammen, — damit nämlich, daß während der Interkinese kein wirklicher Zuwachs der Chromosomen stattfindet, indem die Mutterchromsomen der zweiten Reifungsteilung genau die gleiche Größe haben, wie die Tochterchromosomen der ersten. —

Eine beträchtliche Größenzunahme der Chromosomen findet dagegen sowohl in den Furchungskernen von *Ascaris* als in den Kernen der Wurzelspitze von *Allium* statt, und zwar so, daß die Chromosomen in der letzteren Form zwischen je zwei Teilungen immer zu doppelter Größe auswachsen, so daß die Mutterchromosomen einer Zellgeneration dieselbe Größe haben wie diejenigen der vorhergehenden, während in den Furchungskernen von *Ascaris* die Größenzunahme etwas geringer ist. Die Chromosomen einer Furchungsteilung sind daher hier etwas kleiner als diejenigen der vorhergehenden Teilung. — Es ist dabei von Bedeutung, daß die gegenseitigen Größenverhältnisse der zu einer Zelle gehörigen Chromosomen in allen Fällen dieselben zu sein scheinen.

Aus diesem Zusammenhang zwischen dem Auftreten eines Kernnetzes und der Größenzunahme der Chromosomen lassen sich zwei für unsre Kenntnis der Chromosomenentwicklung wichtige Schlüsse ziehen. — Erstens wird dadurch gezeigt, daß eine Größenzunahme der jungen Chromosomen auf dem Stadium einer möglichst feinen Verteilung des Chromatins (Fig. 29—30, 46, 62) stattfindet, zweitens aber auch, daß die später, sowohl während der

Interkinese als in den typischen vegetativen Kernen, eintretende Aufschwellung der zuerst dünnen Chromatinfädchen (Fig. 2—9, 33—39, 48—52, 63—71, 89—96) von einem wirklichen Wachstum verschieden ist. Doch geht es aus der ganzen Entwicklung der Chromosomen — aus dem stetigen Beibehalten ihrer charakteristischen Größenunterschiede sowie aus der völligen Gleichheit der Chromosomen am Anfang und Ende der Interkinese — hervor, daß die in der Prophase stattfindende Volumenzunahme der Chromosomen von ihrer schon früher während der »Kernruhe« erreichten Größe abhängig ist. — Diese Verhältnisse werden durch die folgende Überlegung etwas näher beleuchtet.

Wir haben gesehen, wie die jungen Chromosomen als dünne Chromatinfädchen innerhalb der alten zum Vorschein traten, während die achromatische Substanz der letzteren aufgelöst wurde. Zur Zeit der Auflösung des Kernnetzes haben wir die Chromosomen wieder als ausschließlich chromatische Fädchen vorgefunden; das zwischen diesen Stadien erfolgte Wachstum muß daher in einer Zunahme der chromatischen Substanz der jungen Chromosomen bestanden haben. — Sämtliche Chromosomen eines Kernes haben sich während dieser Periode unter gleichen Bedingungen entwickelt. Die Größenzunahme jedes einzelnen derselben wird daher auch wahrscheinlich von seiner ursprünglichen Größe reguliert worden sein, indem die Menge der neugebildeten Chromatinsubstanz von der schon vorhandenen Menge abhängig war. — So werden die ursprünglichen Größenunterschiede der zu einem Kern gehörigen Chromosomen während der Periode ihres Wachstums bewahrt.

Während nach dem obigen das Wachstum der Chromosomen in einer Zunahme ihrer Chromatinsubstanz besteht, scheint die während der Prophase erfolgende Volumzunahme in einer durch Flüssigkeitsaufnahme eingeleiteten Neubildung achromatischer Substanz zu bestehen, und zwar so, daß ihre Menge von der Größe jedes Chromatinfadens bestimmt wird. — Während der Interkinese, wo die Chromatinmenge der Chromosomen nicht verändert wird, wird hier auch genau dieselbe Menge achromatischer Substanz vor der zweiten Reifungsteilung neu gebildet, wie die am Ende der ersten abgegebene. In andern Kernen dagegen, wo die Chromatinfäden während der »Kernruhe« gewachsen sind, wird auch eine entsprechend größere Menge achromatischer Substanz neugebildet, so daß auch bei veränderter Größe die Form und Dickenverhältnisse der fertigen Chromosomen immer dieselben bleiben.

Die neu gebildete achromatische Substanz scheint durch eine innere Differenzierung der Chromosomen in ihrer Mitte angesammelt und von einer oberflächlich gelegenen Schicht chromatischer Substanz umgeben zu werden.

Kap. C: Individualität der Chromosomen.

Der Begriff »Individualität« der Chromosomen ist von Boveri (1907) in einer soeben erschienenen Arbeit in folgender Weise definiert worden (S. 229):

»Was durch den kurzen Ausdruck ‚Individualität der Chromosomen' bezeichnet werden soll, ist die Annahme, daß sich für jedes Chromosoma, das in einen Kern eingegangen ist, irgendeine Art von Einheit im ruhenden Kern erhält, welche der Grund ist, daß aus diesem ruhenden Kern wieder genau ebenso viele Chromosomen hervorgehen, und daß diese Chromosomen überdies da, wo vorher verschiedene Größen unterscheidbar waren, wieder in den gleichen Größenverhältnissen auftreten, und daß sie dort, wo sie vor der Kernbildung in charakteristischer Weise orientiert waren, diese Orientierung bei ihrem Wiedererscheinen häufig in gleicher Weise darbieten.«

Diese von Rabl und Boveri begründete »Individualitätslehre«, die neuerdings von Fick (1905, 1907) scharf angegriffen worden ist, erhält durch die in dieser Arbeit zusammengestellten Beobachtungen eine wesentliche Stütze.

Eine genetische Kontinuität der Chromosomen nacheinander folgender Mitosen konnte in den von mir untersuchten Objekten teils sicher (*Allium*, *Amphiuma*), teils mit überwiegender Wahrscheinlichkeit (*Ascaris*) verfolgt werden. — Es ging aber auch hervor, daß eine Identität der Chromosomen verschiedener Mitosen nicht existiert, sondern daß jedes Chromosom in einem früher existierenden endogen entstanden ist, um wieder am Ende seines Lebens für die endogene Entstehung eines neuen Chromosoms die Grundlage zu bilden.

Es existiert also, der Reihe der Zell- und Kerngenerationen entsprechend, auch eine Reihe nacheinanderfolgender Chromosomengenerationen, deren jede von einer für die Art charakteristischen Gruppe von Chromosomindividuen repräsentiert wird. Jedes Individuum ist in einem entsprechenden Chromosom der vorhergehenden Generation endogen entstanden.

Es geht aus meinen Beobachtungen hervor, daß die Kontinuität der Chromosomen durch ihre chromatische Substanz

bewahrt wird, während die achromatische Substanz zwischen je zwei Chromosomgenerationen zugrunde geht. — Im Gegensatz dazu steht die sogenannte (Fick, 1907) »Achromatinerhaltungshypothese«, die zuerst von Boveri (1901) angedeutet wurde, und der sich dann u. a. Häcker (1902, 1905), Strasburger (1904) und Fick (1907) angeschlossen haben.

Im Anschluß an diese Hypothese hat Häcker (1905) auch seine »Successionshypothese« aufgestellt, die mit meinen Resultaten eine äußere Ähnlichkeit zeigt. Es heißt dort nämlich (S. 230): »In der Mehrzahl der Fälle würden die neuen Chromosomen endogen, d. h. innerhalb der alten Kernterritorien, ihre Entstehung nehmen.«

Durch ein näheres Studium seiner Beschreibung sowie der dieselbe begleitenden Textfiguren, geht es jedoch deutlich hervor, daß Häckers »Kernterritorien« mit den alten Chromosomen nicht identisch sind. Sie sollen nämlich nach Häcker in der Weise gebildet werden, daß (S. 223) »die Kernschleifen unter Beibehaltung ihrer gedrängten Lagerung zu schaumigen Gebilden mit vorwiegend achsial gelagertem Chromatin und peripherem Alveolenmantel« aufquellen. — Daß die Ähnlichkeit unsrer Auffassungen nur eine äußere ist, geht aus dem folgenden Satz Häcker's am klarsten hervor (S. 230): »Die Kontinuität der Kernteile liegt demnach in der Grundsubstanz, welche dem Achromatin oder Linin, zum Teil wohl auch dem Plastin der Autoren entspricht; die Chromatinkörnchen dagegen weisen schon durch ihre außerordentlich wechselnde Menge darauf hin, daß ihnen das Attribut der Kontinuität oder Autonomie nur in beschränktem Maße beigelegt werden kann.«

Es wird zuletzt noch von Interesse sein, den Lebenszyklus eines Chromosomindividuums etwas näher zu betrachten; wir werden dabei das typische, in vegetativen Zellen gefundene Verhalten der Chromosomen als Ausgangspunkt nehmen.

Die selbständige Existenz eines Chromosomindividuums beginnt, wenn in der Telophase ein chromatischer Spiralfaden im alten Chromosom herausdifferenziert wird. — Während die übrigen Bestandteile des letzteren zugrunde gehen, läuft jetzt dieser, ein junges Chromosom repräsentierende Faden eine progressive Entwicklung durch, in deren regelmäßigem Verlauf eine Reihe verschiedener Prozesse aufeinanderfolgen. Ich möchte diese Prozesse unter den folgenden Bezeichnungen gruppieren: 1) Wachstum, 2) Form-

bildung mit innerer Differenzierung, und 3) Teilung; in den durch die Teilung getrennten Tochterchromosomen findet dann endlich 4) eine Verjüngung statt, durch welche wieder eine neue Chromosomengeneration eingeleitet wird.

1) Das Wachstum der jungen Chromosomen, das nach dem oben (S. 503) erörterten in einer Zunahme ihrer Chromatinsubstanz besteht, findet nur während eines Stadiums feinster Verteilung des Chromatins (d. h. im »ruhenden« Kern) statt. — Wo kein solches Stadium existiert (in der Interkinese), da geschieht auch kein Wachstum der Chromosomen. In den völlig typischen vegetativen Kernen wächst ein junges Chromosom zu doppelter Größe an; in andern Fällen, wenn die Zellteilungen sehr rasch aufeinanderfolgen (Furchungsteilungen), mag das Wachstum nicht so weit gehen, und in wieder andern Kernen mit sehr lange dauerndem »Ruhestadium« (»Keimbläschen«) kann das Wachstum der jungen Chromosomen über die für die Art charakteristische Größe weit hinausgehen. Im letzteren Fall wird aber am Ende der Wachstumsperiode die überschießende Menge der Chromatinsubstanz von den Chromosomen wieder abgeworfen.

Am Ende der Ruheperiode, wenn die Chromosomen wieder getrennt zum Vorschein kommen, wird so in jedem derselben die für dies Chromosom und für die nächstfolgende Mitose charakteristische Chromatinmenge enthalten sein. — Die Chromosomen treten jetzt in eine Entwicklungsperiode ein, in welcher ihre

2) Formbildung und innere Differenzierung stattfindet. — Die langen, dünnen, spiralig gewundenen Chromosomen werden während dieser Periode, augenscheinlich unter Flüssigkeitaufnahme, in dickere, kürzere Fädchen umgebildet, während ihre zuerst dichten Spiralwindungen sich mehr oder weniger vollständig lösen. Die während dieser Periode stattfindende Volumzunahme der Chromosomen scheint, wie oben (S. 503) erörtert, von der schon vorhandenen Chromatinmenge bestimmt zu sein.

Während die Chromosomen in dieser Weise ihre charakteristische Form annehmen, geschieht in ihnen auch eine innere Differenzierung. Die neu gebildete achromatische Substanz wird in ihrer Mitte angesammelt, während die chromatische Substanz auf eine oberflächliche Schicht zurückgezogen wird. — Ich möchte damit nicht gesagt haben, daß in der Oberflächenschicht eines Chromsoms der ganze Inhalt des früheren Spiralfadens zu suchen sei, während der imbibierte Kernsaft seine Lage in der Mitte der Chromosomen direkt

einnimmt. Es ist vielmehr sehr wahrscheinlich, daß während dieser Periode ein Austausch zwischen beiden Substanzen Platz nimmt, so daß in der Mitte der Chromosomen mit dem imbibierten Kernsaft auch Stoffwechselprodukte der Chromatinsubstanz herausdifferenziert werden, während auf der andern Seite die oberflächliche Chromatinsubstanz aus dem Kernsaft Stoffe aufgenommen haben mag, die für ihre weitere Entwicklung von Bedeutung sind.

Gleichzeitig mit der inneren Differenzierung wird in vegetativen Zellen auch ein Prozeß eingeleitet, der mit der

3) Teilung der Chromosomen in intimer Verbindung steht. — Ich spreche hier von der Bildung der im ersten Abschnitt dieser Abhandlung beschriebenen Chromosomenachse. — In den fadenförmigen Chromosomen von *Ascaris* und *Allium* wurde vor ihrer Teilung eine centrale Achse wahrgenommen, die bald in zwei Tochterachsen zerlegt wurde. Inzwischen war auch der circuläre Querschnitt der Chromosomen in einen ovalen verändert worden, und zwar so, daß bei der biskuitförmigen Einschnürung derselben eine Tochterachse in jedes Tochterchromosom zu liegen kam.

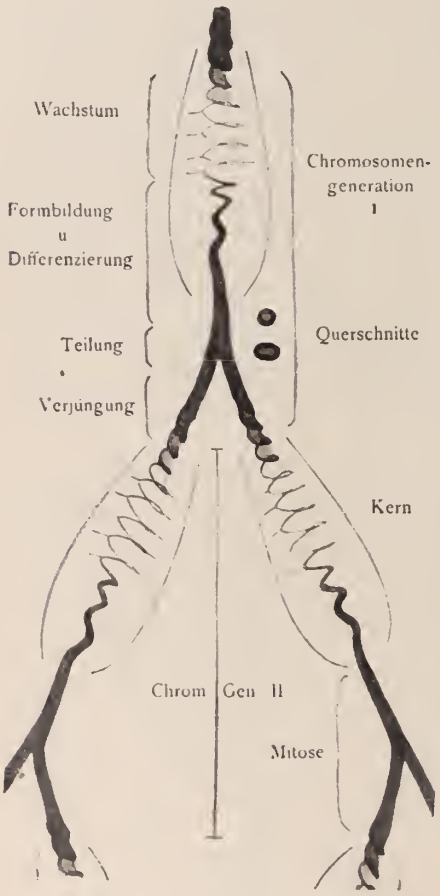
Nach vollendeter Chromosomenteilung wurde die Achse früher oder später völlig unsichtbar.

Inwieweit die Chromosomenachse für die Teilung von Bedeutung sei, läßt sich wohl zurzeit nicht entscheiden. — Doch wird die Chromsomenteilung durch solche Begleiterscheinungen als ein scharf charakterisierter und begrenzter Prozeß von allen auf andern Stadien etwa auftretenden Spaltungen unterschieden. — In *Ascaris* und *Allium* traten sowohl in den Tochterchromosomen der Anaphase als vornehmlich in den Mutterchromosomen der Prophase deutliche Längsspalten auf, die aber mit der Chromosomenteilung nicht direkt in Verbindung gebracht werden konnten. — Wie sich auch beide Spalten zueinander verhalten, so wird doch der endgültige Teilungsprozeß von der Längsteilung der Prophase durch ein Stadium völliger Verschmelzung beider Längshälften getrennt, und die Chromosomenteilung muß irgend eine Veränderung mit sich führen, die eine solche Verschmelzung später unmöglich macht.

Es zeigt sich nämlich bei den verschiedensten Objekten, daß einmal getrennte Tochterchromosomen zu einer gegenseitigen Verchmelzung keine Tendenz mehr haben. — Anastomosen können zwar zwischen ihnen gebildet werden, doch geben sie keinen Augenblick mehr ihre Selbständigkeit auf; und auch bei etwaiger Anastomosenbildung scheint nur der gegenseitige Abstand zwischen zwei Chromo-

somen, nicht aber ihre Abstammung entscheidend zu sein. Die Selbständigkeit der Tochterchromosomen wird vor allem durch die in der Literatur beschriebenen Fälle einer Chromosomenteilung ohne gleichzeitige Kernteilung illustriert. In solchen Fällen (siehe u. a. Wilson [1900], S. 370, Fig. 27—30) ist es nie gezeigt worden, daß Schwesterchromosomen wieder miteinander verschmelzen, sondern im Gegenteil, daß die Anzahl der Chromosomen eines solchen Kerns verdoppelt wird. — Auch bei der in den Reifungs- und zuweilen auch in den Furchungsteilungen verfrüht eintretenden Chromosomenteilung zeigt es sich, daß die dadurch entstandenen Tochterchromosomen, obwohl sie in verschiedener Weise miteinander verbunden sein können, zu einer gegenseitigen Verschmelzung nicht die geringste Tendenz haben. Im Gegenteil scheinen sie oft so weit auseinander zu divergieren, wie es ihre Verknüpfung erlaubt. (Vgl. die kreuzförmigen Chromosomen der Interkinese vieler Objekte, die in *Nereis* und andern Würmern auch noch in der Prophase der Furchungsteilungen zum Vorschein treten [Bonnevie, (1907)].

Fig. B.



Jedes Tochterchromosom enthält nach der Teilung alle Substanzen des Mutterchromosoms, und zwar in derselben Anordnung, in welcher wir sie auch hier vorgefunden haben. Sobald die Chromosomen aber in die Bildung der Tochterkerne eintreten, wird diese Anordnung gestört, und die beiden durch Teilung eines Mutterchromosoms entstandenen Tochterindividuen geben jetzt durch ihre

4) Verjüngung für eine neue Chromosomengeneration Platz.

Die auf ihrer Oberfläche zuerst gleichmäßig verteilte Chromatinsubstanz wird auf einen Spiralfaden zurückgezogen, der schon ein junges Chromosom repräsentiert. Die achromatische Substanz dagegen wird früher oder später in dem Kernsaft aufgelöst.

Der im obigen dargestellte Lebenszyklus der Chromosomen ist in Textfigur B. schematisch illustriert worden.

Man sieht hier in zwei aufeinanderfolgenden Chromosomgenerationen die kontinuierlich verlaufenden Umbildungen der Chromatinfädchen dargestellt — von Verjüngung durch Wachstum und Formbildung zur Teilung, und in den beiden Tochterchromosomen derselbe Prozeß wiederholt. — Bei einer zyklischen Entwicklung wie der hier vorliegenden läßt sich nicht entscheiden, wo die eine Generation beginnt und die andre endigt. Ich habe die Verjüngung als Übergang zweier aufeinanderfolgenden Chromosomengenerationen betrachtet; mit demselben Recht könnte mann vielleicht die neue Chromosomengeneration bei der Teilung entstehen lassen. Das Leben der jungen Chromosomen würde dann mit einem Verjüngungsprozeß eingeleitet werden.

In der typischen vegetativen Mitose folgen sich die vier im obigen besprochenen Prozesse so regelmäßig, daß man wohl glauben könnte, der eine Prozeß diene für den nächstfolgenden als auslösender Faktor. — Der unregelmäßige Verlauf andrer, nach der Chromosomenkonjugation folgender Teilungen (Reifungs- und Furchungsteilungen) beweist jedoch, daß die verschiedenen Prozesse von einander unabhängig sind; so kann z. B. die Teilung verfrüht auftreten, zu einer Zeit, wenn die Formbildung der Chromosomen noch kaum angefangen hat (erste Reifungsteilung, Furchungsteilungen), — oder noch früher, so daß sogar die Verjüngung erst nach vollbrachter Teilung stattfindet (zweite Reifungsteilung). — Ebenso kann auch das Wachstum der jungen Chromosomen vollständig unterbleiben, wie wir es in der Interkinese gefunden haben.

Für eine richtige Deutung solcher atypischer Mitosen wird es von Bedeutung sein, das Verhalten ihrer Chromosomen von dem hier durch Betrachtung der vegetativen Mitose gewonnenen Gesichtspunkt aus zu studieren. — Die Lebensdauer der während der Reifungsperiode auftretenden Chromosomen muß festgestellt werden. Wie oft und auf welchen Stadien findet hier eine Verjüngung der

Chromosomen statt? Von welchen Erscheinungen sind die Chromosomenteilungen dieser Periode begleitet? usw.

In einer folgenden Abhandlung hoffe ich, auf diese Fragen zurückkommen zu können.

Christiania, im Dezember 1907.

Verzeichnis der zitierten Literatur.

Beneden, Ed. van. 1883. Recherches sur la maturation de l'œuf et la fécondation. Arch. de Biol. T. 4.

—— et Neyt, A. 1887. Nouvelles recherches sur la fécondation et la division mitosique chez l'Ascaride mégalocéphale. Bull. Acad. roy. Belg. Sér. 4. T. 14,

Berghs, J. 1904. Formation des Chromosomes hétérotypiques dans la sporogénèse végétale. I—II. La Cellule. T. 21.

Bonnevie, K. 1905. Das Verhalten des Chromatins in den Keimzellen von Enteroxenos östergreni. Anat. Anz. Bd. 26.

—— 1906. Untersuchungen über Keimzellen. I. Beobachtungen an den Keimzellen von Enteroxenos östergreni. Jen. Zeitschr. Bd. 41.

—— 1907. »Heterotypical« Mitosis in Nereis limbata. Biol. Bull. Vol. 13.

Boveri, Th. 1888. Zellenstudien. Die Befruchtung und Teilung des Eies von Ascaris meg. Jen. Zeitschr. Bd. 15.

—— 1899. Die Entwicklung von Ascaris meg. mit besonderer Rücksicht auf die Kernverhältnisse. Festschr. f. Kupffer. Jena.

—— 1901. Merogonie und Ephebogenesis, neue Namen für eine alte Sache. Anat. Anz. Bd. 19.

—— 1904. Ergebnisse über die Konstitution der chromatischen Substanz des Zellkernes. Jena.

—— 1907. Zellenstudien. H. 6. Die Entwicklung dispermer Seeigeleier. Ein Beitrag zur Befruchtungslehre und zur Theorie des Kernes. Jen. Zeitschr. Bd. 43.

Della Valle, P. 1907. Osservazioni di Tetradi in Cellule Somatiche. Ist. Anat. Comp. Univ. Napoli.

Fick, R. 1905. Betrachtungen über die Chromosomen, ihre Individualität, Reduktion und Vererbung. Arch. Anat. u. Phys. Anat. Abt. Suppl.

—— 1907. Vererbungsfragen, Reduktions- und Chromosomenhypothesen, Bastardregeln. Ergebn. Anat. u. Entw. Bd. 16.

Flemming, W. 1880. Beiträge zur Kenntnis der Zelle und ihrer Lebenserscheinungen. II. Arch. mikr. Anat. Bd. 19.

—— 1887. Neue Beiträge zur Kenntnis der Zelle. Arch. mikr. Anat. Bd. 29.

Grégoire, V. et Wygaerts, A. 1904. La reconstitution du noyau et la formation des chromosomes dans les cinèses somatiques. La Cellule. T. 21.

Grégoire, V. 1906. La structure de l'élément chromosomique au repos et en division dans les cellules végétales. Racines d'Allium.) La Cellule. T. 23.

—— 1907. La formation des gemini hétérotypiques dans les végétaux. La Cellule. T. 24.

Guignard, L. 1891. Nouvelles Études sur la Fécondation. Ann. Sc. Nat. Ser. 7. Bot. T. 14.

Häcker, V. 1905. Bastardierung und Geschlechtszellenbildung. Zool. Jahrb. Suppl. VII.

Herla, V. 1895. Étude des variations de la mitose chez l'ascaride mégalocéphale. Arch. de Biol. T. 13.

Hof, A. C. 1898. Histologische Studien an Vegetationspunkten. Bot. Centralbl. Vol. 76.

Ishikava, C. 1897. Studies of Reproductive Elements. III. Die Entwicklung der Pollenkörner von Allium fistulosum L., ein Beitrag zur Chromosomenreduktion im Pflanzenreiche. Journ. Coll. Sc. Tokio. Vol. 10.

Janssens, F. A. 1901. La Spermatogénèse chez les Tritons. La Cellule. T. 19.

Kellicott, W. E. 1904. The Daily Periodicity of Cell Division and of Elongation in the Root of Allium. Bull. Torrey Bot. Club. 31.

Kingsbury, B. F. 1902. The Spermatogenesis of Desmognathus fusca. Amer. Journ. Anat. Vol. 1.

Kowalski, J. 1904. Reconstitution du noyau et formation des chromosomes dans les cinèses somatiques de la larve de Salamandre. La Cellule. T. 21.

Mc' Gregor, J. H. 1899. The Spermatogenesis of Amphiuma. Journ. of Morphol. Vol. 15. Suppl.

Merriman, M. L. 1904. Vegetative Cell Division in Allium. Bot. Gaz. Vol. 37.

Meves, Fr. 1897. Über die Entwicklung der männlichen Geschlechtszellen von Salamandra maculosa. Arch. mikr. Anat. Bd. 48.

Mottier, D. M. 1897. Über die Chromosomenzahl bei der Entwicklung der Pollenkörner von Allium. Ber. Deutsch. Bot. Ges. Bd. 15.

Némec, B. 1899. Über die karyokinetische Kernteilung in der Wurzelspitze von Allium cepa. Jahrb. wiss. Bot. Bd. 33.

Pfitzner, W. 1882. Über den feineren Bau der bei der Zellteilung auftretenden fadenförmigen Differenzierungen des Zellkernes. Morph. Jahrb. Bd. 7.

Rabl, C. 1885. Über Zellteilung. Morph. Jahrb. Bd. 10.

Reinke, Fr. 1895. Zellstudien. II. Arch. mikr. Anat. Bd. 44.

Roux, W. 1883[1]). Über die Bedeutung der Kernteilungsfiguren. Leipzig.

Schaffner, J. H. 1898. Karyokinesis in the Root Tips of Allium cepa. Bot. Gaz. Vol. 26.

Schreiner, A. und K. E. 1906. Neue Studien über die Chromatinreifung der Geschlechtszellen.

a) Die Reifung der männlichen Geschlechtszellen von Tomopteris onisciformis., Eschh.

b) Die Reifung der männlichen Geschlechtszellen von Salamandra maculosa, Spinax niger und Myxine glutinosa. Arch. de Biol. T. 22.

Strasburger, E. 1880. Zellbildung und Zellteilung. Jena.

—— 1884. Die Controversen der indirekten Kernteilung. Arch. mikr. Anat. Bd. 23.

Wilson, E. B. 1900a. The Cell in Development and Inheritance. Columbia, Micr. Biol. Ser. IV.

—— 1900b. Experimental Studies in Cytology. Arch f, Entw, mech. Bd. 13.

[1]) Diese Arbeit ist mir nur durch Wilsons Referat (The Cell) bekannt.

Tafelerklärung.

Sämtliche Abbildungen der Tafeln XI—XIV sind mit Zeiss Apochr. Immers. 1.5 mm Br. w. und Oc. 12 auf Tischhöhe (Vergr. ca. 3500 : 1) ausgeführt worden, diejenigen der Tafel XV mit Oc. 8 (Vergr. ca. 2500 : 1). Bei der Reproduktion sind sie aber alle etwas verkleinert worden.

Tafel XI—XII.

Furchung von *Ascaris megal. bivalens.*
Fixierung: Subl. Essigsäure ?. Färbung: Eisenhämatoxylin.

Tafel XI.

Fig. 1—3. Oberflächliche Scheiben der Vorkerne, auf drei nacheinanderfolgenden Stadien, Prophasenspalte deutlich sichtbar.

Fig. 4. Stark kontrahierte Chromatinfädchen eines etwas späteren Stadiums.

Fig. 5—7. Aus der Prophase der ersten Furchungsteilung. Verschmelzung der Prophasenspalte.

Fig. 8. Einstellung der Chromosomen in die Äquatorialplatte. Innere Differenzierung, Chromosomachse, auf dem zirkulären Querschnitt wahrnehmbar.

Fig. 9. Äquatorialplatte von der polaren Seite gesehen.

Fig. 10—12. Veränderungen der Querschnittstrukturen vor der Teilung der Chromosomen. Achsialkreuz; der zirkuläre Querschnitt wird im mittleren Teil der Chromosomen in einen rechtwinkligen verändert.

Fig. 13. Stark kontrahierte Chromosomen aus der Metaphase.

Fig. 14—18. Weitere Veränderungen der Chromosomenquerschnitte vor und während der Teilung. Teilung der Chromosomenachse; biskuitförmige Einschnürung der Endstückchen der Chromosomen; achsiale Kreuze in den Tochterhälften ihres mittleren Teiles.

Fig. 19. Tetradenstruktur der Tochterchromosomen in der frühen Anaphase.

Fig. 20. Anaphase. Längsspalte im mittleren Teil der Tochterchromosomen unten.

Fig. 21. Tochterchromosomen einer späteren Furchungsteilung, die Querschnitte zeigen den Übergang zwischen dem rechtwinkligen mittleren Teil der Chromosomen und ihrem zylindrisch geformten Endstückchen.

Fig. 22. Anaphase mit deutlicher Längsspalte der Tochterchromosomen.

Fig. 23. Anaphase; in den Tochterchromosomen ist eine Längsspalte durch die oberflächliche Lage der Chromatinsubstanz vorgetäuscht worden.

Tafel XII.

Fig. 24. Tochterplatte von der äquatorialen Seite gesehen. Spiralwindungen im mittleren Teil.

Fig. 24a. Zwei Tochterplatten in seitlicher Ansicht. Offene Spiralwindungen der mittleren Teile der Chromosomen; spiralige Drehung der Chromosomenenden.

Fig. 25—28. Nacheinanderfolgende Stadien der Kernbildung. Der centrale Teil des Kernes wird durch Flüssigkeitsansammlung zwischen den offenen Spiralwindungen der mittleren Chromosomenabschnitte gebildet, die Kernfortsätze durch Umbildung der Chromosomenenden. Die chromatische Substanz der letzteren wird auf einen oberflächlich verlaufenden Spiralfaden zurückgezogen, während die achromatische Substanz in dem imbibierten Kernsaft aufgelöst wird. In Fig. 25 zeigen die Chromosomenenden kein ganz typisches Aussehen Längsspaltung, tiefe Einbuchtungen der Oberfläche.

Fig. 29—30. »Ruhende« Kerne. Siehe Anordnung des Chromatins in den Kernfortsätzen, — in Seitenansicht (Fig. 29 links), auf Querschnitten (Fig. 29) und auf Längsschnitten (Fig. 30).

Fig. 31 *a—b*. Schwesterkerne aus der frühen Prophase der dritten Furchungsteilung. Der obere Kern ist längs durchschnitten. Spiralige Anordnung der Chromatinkörnchen der Kernfortsätze.

Fig. 32. Späteres Stadium der Prophase. Die beiden links gelegenen Kernfortsätze werden in Seitenansicht gesehen, der rechte ist längs durchschnitten.

Fig. 33—37. Prophasenbilder. Die Chromosomenenden kommen als oberflächlich verlaufende Spiralfäden in den Kernfortsätzen zum Vorschein, — die mittleren Abschnitte der Chromosomen sind in einer annähernd spiraligen Anordnung um den centralen Teil des Kernes herumgewunden. — Fig. 35 zeigt eine Scheibe der Oberfläche eines Kernes. Längsspalte des Chromatinfadens, feste Verbindung zwischen Chromatinfaden und Kernmembran (links). — Fig. 37 *a—c*. Drei Schnitte aus einem und demselben Kerne. Acht Kernfortsätze (1 + 5 + 2) mit je einem spiralig aufgerollten Chromosomenende.

Fig. 38. Kernmembran eben aufgelöst. Die Chromosomen haben noch ihre ursprüngliche Anordnung bewahrt.

Fig. 39. Aus der späten Prophase. Innere Differenzierung der Chromosomen.

Tafel XIII—XIV. *Allium cepa.*

Fixierung: Flemmingsche Flüssigkeit. Färbung: Taf. XIII und Fig. 73 *a* Saffranin; Taf. XIV Eisenhämatoxylin.

Tafel XIII.

Fig. 40. Dichte Ansammlung der Chromosomen beim Beginn der Kernbildung. Spiralige Drehung der Chromosomen.

Fig. 41—44. Telophasenbilder, Fig. 41—43 in seitlicher, Fig. 44 in polarer Ansicht des Kernes. Bildung eines chromatischen Spiralfadens in den Chromosomen. — In Fig. 42 (links) zwei Spiralen in einem Chromosomen.

Fig. 45. Späteres Stadium aus der Telophase. Auflösung der achromatischen Substanz. Anastomosenbildung zwischen den Chromatinspiralen.

Fig. 46. »Ruhender« Kern einer in reger Teilung begriffenen Zelle. Kernnetz gebildet. Die noch nicht völlig aufgelöste achromatische Substanz zeigt Form und Größe der alten Chromosomen.

Fig. 47. Prophase. Der Kern hat durch zu starke Osmiumwirkung ein »bienenkorbähnliches« Aussehen angenommen.

Fig. 48—51. Nacheinanderfolgende Stadien der Prophase; Fig. 48, 49, 51 sind in seitlicher Ansicht, Fig. 60 vom einen Ende des Kernes gesehen.

Fig. 52. Auflösung der Kernmembran. Die Spindel ist in schräger Stellung hinter dem Kern sichtbar.

Fig. 53—54. Metaphasenbilder. Mehrere der früher V-förmig gebogenen Chromosomen haben jetzt eine der Spindelachse parallele Stellung eingenommen. Längsteilung der Chromosomen.

Fig. 55. Trennung der Tochterchromosomen.

Fig. 56. Tochterplatte von der äquatorialen Seite gesehen. 20—21 V-förmig gebogene Tochterchromosomen.

Tafel XIV.

Fig. 57—61. Nacheinanderfolgende Stadien aus der Telophase. (Eisenhämatoxylin.) Chromatische Spiralfäden, Anastomosenbildung, Auflösung der achromatischen Substanz.

Fig. 62. »Ruhender« Kern mit völlig entwickeltem Kernnetz.

Fig. 63. Schwesterkern der Fig. 62. Die Anastomosen sind aufgelöst, so daß die in den alten Chromosomen endogen entstandenen Chromatinfädchen wieder getrennt zum Vorschein kommen.

Fig. 64. Ein ähnliches Stadium, von der polaren Seite des Kernes gesehen. *Zwei Spiralfäden aus einem der alten Chromosomen herstammend.

Fig. 65—67. Spätere Stadien der Prophase. In Fig. 65 haben die Chromosomen noch ihre ursprüngliche Anordnung bewahrt. Fig. 66 und 67 zwei Schwesterkerne, in denen das erste Auftreten der Prophasenspalte der Chromosomen (Fig. 67) illustriert wird.

Fig. 68. Weite Entfernung der beiden Längshälften der Chromosomen. Spiralige Drehung.

Fig. 69—70. Spätere Stadien der Prophase. Verschmelzung der Längshälften. Dickenzunahme der Chromosomen und Ausrichtung ihrer Spiralwindungen.

Fig. 71—73. Querschnitte der sich teilenden Chromosomen. Chromatische Oberflächenschicht, Chromosomenachse, — Teilung der letzteren und biskuitförmige Einschnürung der Chromosomen. Fig. 73a nach Saffraninfärbung.

Fig. 74. Querschnitte der Tochterchromosomen.

Fig. 75—78. Querschnittsbilder der Chromosomen während ihrer Umbildung in der Telophase. Entwicklung der Chromatinspirale aus der Oberflächenschicht der Chromosomen; Entwicklung des Kernnetzes durch Anastomosenbildung zwischen den Chromatinspiralen.

Fig. 79. Anaphasenbild mit längsgespaltenen Tochterchromosomen.

Tafel XV.

Amphiuma sp.?

Fixierung: Hermannsche Flüssigkeit; Färbung: Eisenhämatoxylin.

Fig. 80—82. Prophase der ersten Reifungsteilung.

Fig. 83—84. Chromosomen aus der Metaphase der ersten Reifungsteilung.

Fig. 85. Anaphase der ersten Reifungsteilung. Längsspaltung der Tochterchromosomen.

Fig. 86. Kreuzförmige Chromosomen der späten Anaphase.

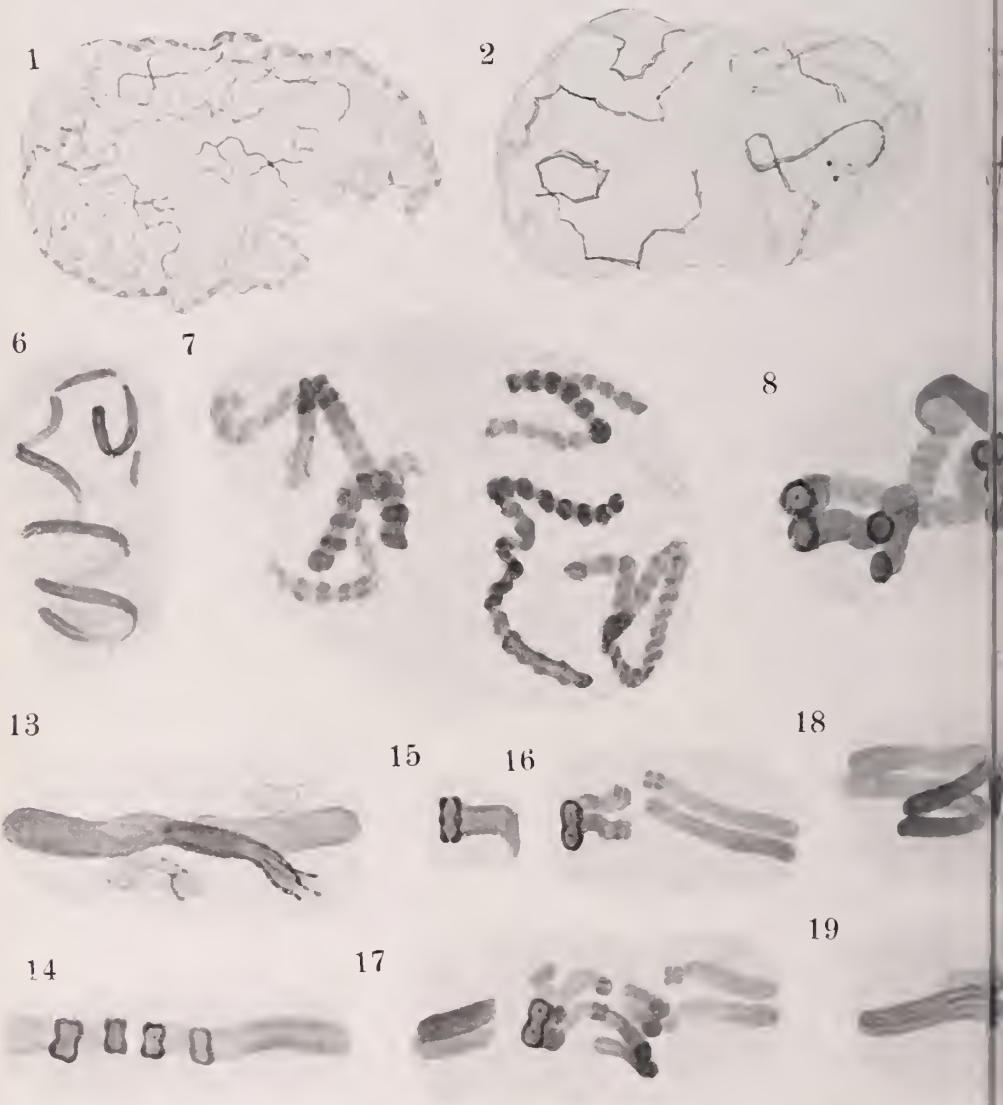
Fig. 87—94. Interkinese. Die kreuzförmigen Chromosomen bewahren noch lange ihre ursprüngliche Anordnung im Kern; erst beim Beginn der Prophase (Fig. 93—94) werden sie in der Weise umgelagert, daß ihre Mittelpunkte der jungen Spindel zugewendet werden. Endogene Entstehung der Chromatinspiralen in den Chromosomen (Fig. 89—90). Entwicklung derselben zu den Chromosomen der zweiten Reifungsteilung durch Dickenzunahme und Ausrichtung der Spiralwindungen (Fig. 91—94).

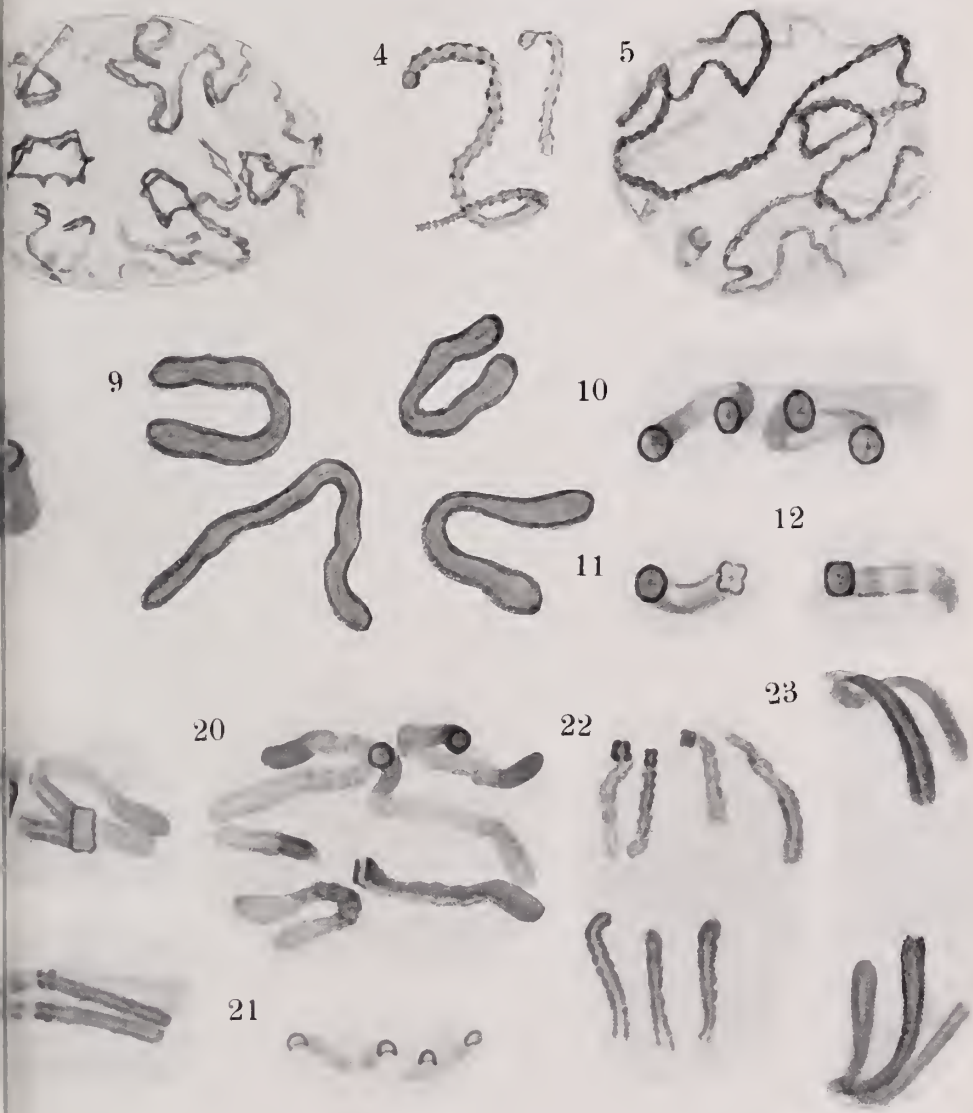
Fig. 95—96. Spätere Prophase der zweiten Reifungsteilung.

Fig. 97. Metaphase der zweiten Reifungsteilung.

Fig. 98 Anaphase der zweiten Reifungsteilung.

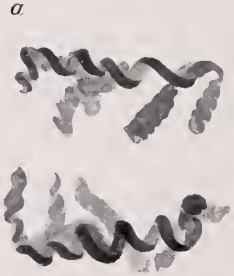
Fig. 99. Telophase der zweiten Reifungsteilung. Spiraldrehung der Chromosomen.

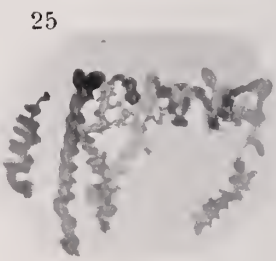

1
2
6
7
8
13
15
16
18
14
17
19



ngelmann in Leipzig.

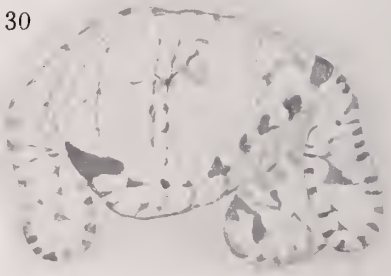
24


24 a


25

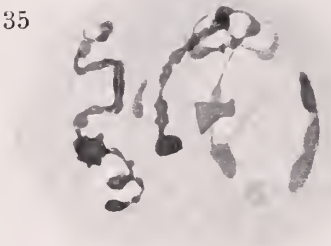
26

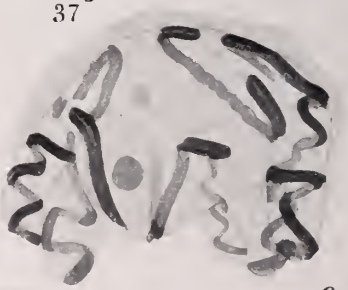
29

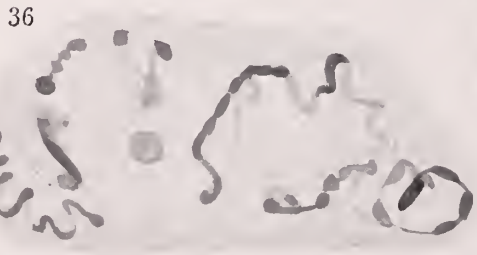

30

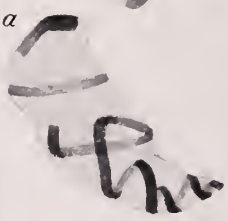
31 a

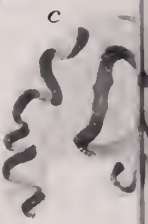
b


35


37 b

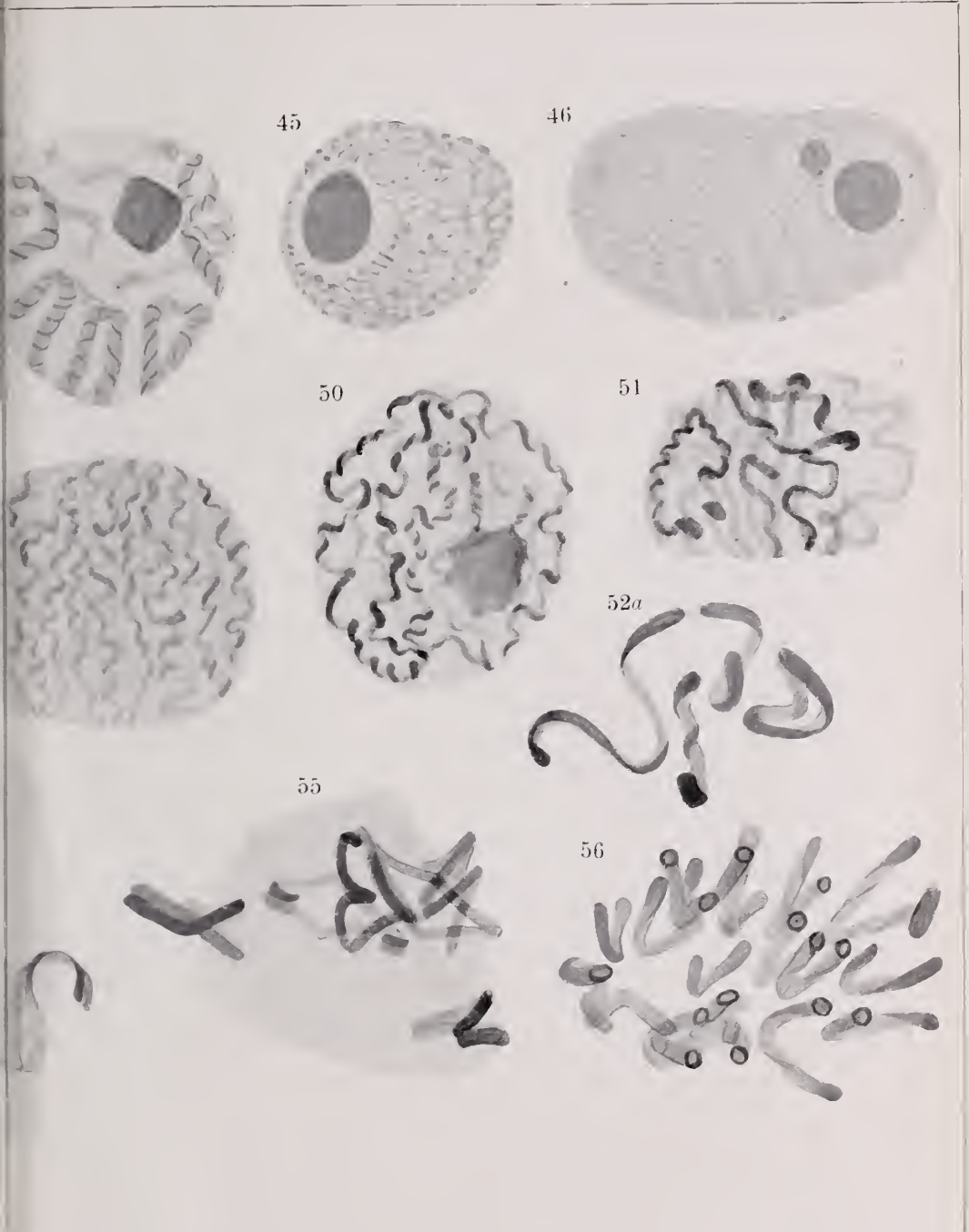

36


a


c

gelmann in Leipzig.

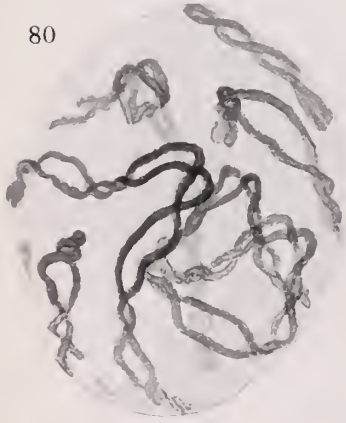
Bonnerie.

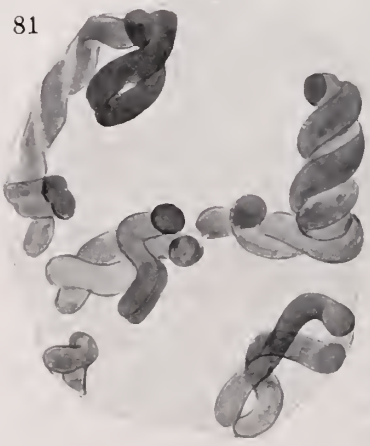


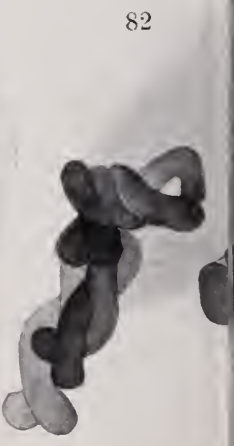
ngelmann in Leipzig.

57
58
59
60
64
65
66
67
71
72
73
73a

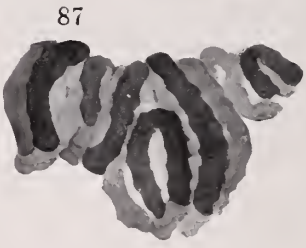
elmann in Leipzig.

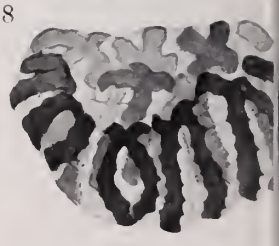

80

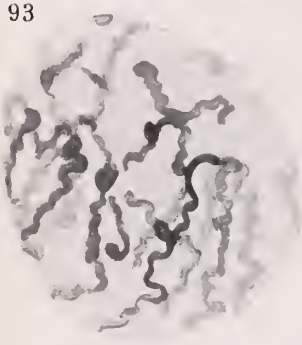

81

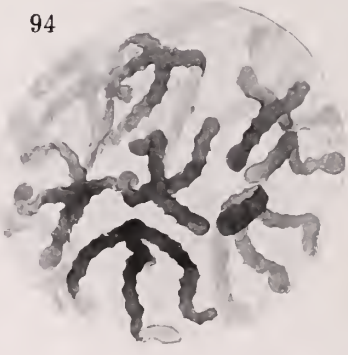

82

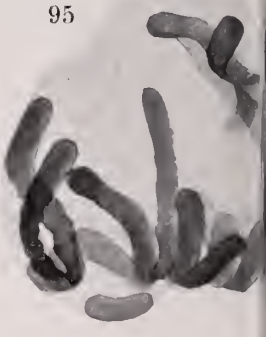
86


87


88


93


94


95

ıgelmann in Leipzig.

Bücherbesprechung.

M. Heidenhain, Plasma und Zelle. Erste Abteilung. Allgemeine Anatomie der lebendigen Masse. 1. Lieferung. Die Grundlagen der mikroskopischen Anatomie, die Kerne, die Centren und die Granulalehre. 506 + VIII S., mit 276 teilweise farbigen Abbildungen im Text (zugleich 14. Lieferung des Handbuchs der Anatomie des Menschen. Herausgeg. von Prof. K. von Bardeleben). Jena 1907. Gustav Fischer. Preis für Abnehmer des ganzen Werkes 16 Mk., für den Einzelverkauf 20 Mk.

Das seit Jahren in Aussicht gestellte Werk von M. Heidenhain über Plasma und Zelle liegt nun, wenn auch nur zum Teil, vor. Ein stattlicher Band von 500 Seiten mit zahlreichen Abbildungen bildet die erste Lieferung des auf drei Teile berechneten, breit angelegten Werkes.

Wenn es auch etwas Mißliches an sich trägt, an ein noch nicht vollendetes Werk mit der kritischen Sonde heranzutreten, so glaubt Ref. es doch wagen zu dürfen, und zwar aus mancherlei Gründen: Aus dem bereits vorliegenden Teile des Ganzen tritt uns eine sehr bestimmte und sehr persönliche wissenschaftliche Methode und Anschauung so scharf gezeichnet entgegen, daß es kaum anzunehmen wäre, daß der Verf. in den folgenden Lieferungen des Werkes dieselben und damit seine eigene Persönlichkeit verleugnen werde; wenn somit eine bestimmte wissenschaftliche Richtung als solche überhaupt angefochten werden darf, so kann und soll es, unseres Erachtens, je früher desto besser geschehen. Und um eine solche prinzipielle Stellungnahme zum Heidenhainschen Werke wird es sich in folgenden Zeilen vor allem handeln müssen.

Es sollen aber in zweiter Linie auch mehrere Einzelfragen zur Sprache kommen, welche zu rein sachlicher Diskussion Anlaß genug geben.

Wir erfahren aus der Vorrede, daß die erste Abteilung des Werkes, die spezielle Durcharbeitung der Protoplasmalehre, die »Anatomie der lebendigen Masse« zum Hauptthema hat. In der vorliegenden ersten Lieferung werden Abhandlungen über den Kern, die Centren und die Granulationen gegeben; die Besprechung der contractilen und nervösen Substanz, der faserigen Differenzierungen der Epithelzellen, der amöboiden Plasmen soll als zweite Lieferung nachfolgen.

In der zweiten Hauptabteilung des Werkes beabsichtigt Verf., die Zelle selbst als ein organisches System oder Individuum bestimmter Größenordnung zur Darstellung zu bringen.

Wie sich aus dieser Aufzählung ergibt und wie es der Verf. auch hervorhebt, ist der Stoff ganz locker aneinandergereiht, oder richtiger ausgedrückt, in eine Anzahl zusammenhangloser, in sich abgeschlossener Essays zerlegt.

Befremden muß es allerdings erwecken, daß Verf. diesen Aufbau, oder richtiger, das Fehlen jedes Aufbaues seines Werkes für »naturgemäß« erklärt. Es will uns scheinen, daß sich gerade darin ein nicht zu unterschätzender Nachteil für das Ganze ergibt. Wird der Forschung bzw. der Schilderung ein komplexes Gebiet, wie dasjenige der lebendigen Masse es ist, zum Vorwurf gegeben, so ist schon ein gut Stück Arbeit getan, sobald man zu einem System der vorzunehmenden Analyse des Ganzen gelangt, einem System, welches die naturgemäße Zergliederung des Problemkomplexes garantiert, den natürlichen Zusammenhang der Einzelteile desselben wahrt, mit einem Worte, die Analyse erst zu einer rationellen und nicht etwa blind tastenden oder willkürlich zersetzenden stempelt: wie sollte man denn anders zum letzten und höchsten Schritt jeder echten Forschung — zur Synthese — gelangen?

Man sollte somit vor allem eine klar gefaßte Methode, nach welcher das Arbeitsgebiet durchforscht, den Gesichtswinkel, unter welchem die sich darbietenden Erscheinungen aufgefaßt werden sollen, wenn nicht in der Vorrede zum Werke erwähnt, so doch jedenfalls beim Studium desselben hervortretend, erwarten können.

Ref. muß bekennen, daß er letzteres vermißte und daß der Weg der Analyse, den Verf. einschlug, ihm durchaus unklar blieb und es vielfach den Anschein erweckte, als hätte Verf. seine Aufmerksamkeit vorwiegend Einzelheiten und Nebensächlichkeiten geschenkt und dabei den Kernpunkt vieler Probleme unberücksichtigt gelassen.

Die Art und Weise, wie Verf. ans Werk geht, läßt sich der Methode der chemischen Elementaranalyse gleichstellen: als erster Schritt der Untersuchung zwar unentbehrlich, liefert ja letztere nur den Unterbau für die Aufstellung der rationellen — d. h. Strukturformeln, die uns erst die richtige Erkenntnis auf chemischem Gebiete gewähren. Bei diesem »Unterbau« für die »Struktur des Lebenden« ist aber Verf. stehen geblieben. Daß es nicht ein vorläufiger, erster Schritt ist, glaubt Ref. aus der Vorrede selbst schließen zu dürfen, und wäre zufrieden, durch folgende Lieferungen eines Besseren belehrt zu werden.

Die Absicht des Verf. ist, eine Anatomie der lebenden Masse zu geben: wir müssen somit in erster Linie prüfen, inwieweit Verf. dieser, vielleicht etwas enggefaßten Aufgabe gerecht wurde.

Die Behandlung des Stoffes ist in der Tat eine durchaus »anatomische«, wenn man damit den Gegensatz zu »biologisch« bezeichnen will. Aus jeder Seite winkt uns nur die Zellenleiche, nicht die lebende Zelle oder lebende Substanz entgegen.

Die Zergliederung der Zelle wird hier als Selbstzweck, nicht als Schlüssel zum Verständnis des Lebensrätsels derselben gehandhabt, und dementsprechend erhalten wir als Resultat nicht ein synthetisch gewonnenes Bild der Struktur des Lebenden, wie Verf. es beabsichtigt, vielmehr nur anatomisches Rohmaterial: histologische Küchenrezepte, Färbungsergebnisse und Färbungsreaktionen nehmen eine dominierende Stellung in der Darstellung ein, es werden sogar zuweilen färberische Definitionen verschiedener Zellgebilde (z. B. Centren gegeben.

Wir können uns keinesfalls mit der engen Fassung befreunden, welche der Aufgabe, eine »Struktur des Lebenden« zu geben, im vorliegenden Werke zuteil wurde.

Für H. ist Struktur nur dasjenige, was im Mikroskop rot oder grün, schwarz oder blau erscheint: er scheint sich nur rein optische Probleme zu stellen.

und kennt keine anderu Wege und Mittel, um das Wesen der Strukturen zu erschließen.

Für uns ist dagegen der Begriff »Struktur« dasjenige in der Beschaffenheit des Objektes, was, auf welchem Wege es auch sei, direkt oder indirekt, optisch oder chemisch oder physikalisch ermittelt, uns eine Unterlage für seine Tätigkeit oder deren Möglichkeiten gibt. Wir glauben daher, daß die Berücksichtigung der physikalischen Eigenschaften, wie Aggegratzustand usw. eines Gebildes, und vor allem seiner physikalischen (z. B. Bewegungs-)Erscheinungen ebenso zur Untersuchung seiner »Struktur« gehört, wie z. B. die Schilderung seiner chemischen Natur. Seinem Prinzipe treu, räumt jedoch H. der chemischen, weil färberischen Schilderung einen geradezu dominierenden Rang ein, während die physikalischen Tatsachen, weil meistens nicht zu optischen Resultaten führend, einfach ignoriert werden!

So findet man z. B. in dem Kapitel über Kern mit keinem Worte die wichtigen Ermittelungen von Albrecht über physikalische Eigenschaften der Kernmembran, des Nucleolus usw. erwähnt, ebensowenig übrigens wie die Fragen über Aggregatzustand, Bewegungsfähigkeit, Formwechsel des Kernes und seiner Bestandteile. Wie können wir überhaupt Strukturen beurteilen, wenn wir dieselben nicht in ihrer Tätigkeit beobachtet haben, und lassen sich denn überhaupt beide Probleme voneinander trennen?

Da, wo letzteres, wie bei H., geschieht, führt die Einseitigkeit der Betrachtungsweise zu ganz schiefen Folgerungen; als Beispiel möge folgendes dienen: »Das Auffallendste an der Struktur der Kerne ist, daß sie keine unmittelbare Beziehung zur Funktion erkennen läßt: wir vermögen die Form der Kerngerüste der Chromosomen, ja nicht einmal die Blasenform des Kernes funktionell in bestimmter Weise auszudeuten« (S. 211). Ja freilich nicht, wenn wir die uns gerade sich darbietende Konfiguration des Chromatins (wohl zum Teil Artefakte?) als das Wesentliche und dabei als etwas Starres betrachten. Wenn wir aber an die verschiedensten Drüsenzellenkerne, sowohl tierische als pflanzliche, an wachsende Eizellen, an Ganglienzellenkerne, Spermatogenese usw. denken, so sollte man eigentlich eine diametral entgegengesetzte Schlußfolgerung erwarten. Von den für diese Frage so wichtigen Ermittelungen an verschiedenen Protisten scheint H. überhaupt keine Notiz zu nehmen. Die wechselnden Konfigurationen und Strukturen von Drüsenkernen usw. auf verschiedenen Funktionsstadien werden von H. als »Kerne mit besondereu Strukturformen« beschrieben usw.

Wir halten es für H.s Grundfehler, daß er mit einer »Morphostatik« (sit venia verbo) auskommen will, statt »Morphokinese« zu treibeu, die ja einzig und allein aufklärend in Strukturfrageu sein dürfte.

Es fehlt H.s Darstellung ganz und gar diejeuige Richtung, welche man als die genetische bezeichnen könnte, und die ja jeder echten Morphologie zugrunde liegen müßte.

H. müht sich ab, aus dem zuweilen so kärglichen morphologischen Symptomenkomplex des s. z. s. stationären Zustandes eines Zellorgans den Kern herauszuschälen, statt auf den Werdegang oder auf die zyklischen Umwandlungen desselben zurückzugreifen. Besonders bezeichnend für diese seine Betrachtungsweise scheint uns die so sehr aufgebauschte Centrenfrage zu sein. Das wirklich Wichtige, Interessante und Schöne, was wir auf diesem Gebiete besitzen, verdanken wir in erster Linie der genetischen Betrachtungsweise von Boveri, durch welche wir die zyklischen Umwandlungen, den Lebenslauf des

Centrosomas erfahren, und den, ebenfalls auf genetischem Boden stehenden, den Spezialfall des Samencentrosomes berührenden Untersuchungen von Meves u. A. Heidenhains Ermittelungen über die Centren, so in seinen Spezialarbeiten wie auch im vorliegenden Buche, drehen sich gewissermaßen im verhexten Kreise der morphologischen Darstellung von Gebilden, die ja so unendlich arm an Gestalt sind! Die Fragen über Größen- und Lagenunterschiede der Einzelcentriolen, über Centrodesmosen, eine reiche Kasuistik der Mikrocentren in den Rieseuzellen — wozu dies alles, wenn über die wichtigsten einschlägigen Fragen in leichtfertiger Weise abgehandelt wird! Wie in seiner großen grundlegenden Arbeit, so auch hier vermissen wir den strikten Nachweis, daß seine Mikrocentren in der Tat von Polkörperchen der Mitosen stammen, d. h. Centriolen sind, und wie läßt sich noch heutzutage in den wechselvollen Formen der Mikrocentren in Leucocyten (Fig. 145), bei welchen größere und kleinere Kügelchen durch Brücken zusammenhängen, auf Grund ihres Größenunterschiedes von einer Abknospung der kleineren von den größeren Gebilden reden!

Mit rein apodiktischen Vorstellungen über biologische Vorgänge ist Verf. übrigens schnell zur Hand. So scheint ihm die Größenzunahme eines Gebildes im mikroskopischen Bilde (Chromiol, Centriol, Drüsengranulum) nicht nur mit Wachstum, sonderu sogar mit Assimilationsfähigkeit gleichbedeutend zu sein, und es wird daraus auf die »lebende« Natur des Gebildes geschlossen. Doch darüber später.

Ebenso einseitig wie in seiner Methode scheint uns H. auch in der Wahl der Belege, des Stoffes für seine Schilderung zu sein.

Schon in der Vorrede findet sich ein Passus, der uns recht bedenklich erscheint. Verf. will sich zunächst überall auf anatomisches Material stützeu, und nur wo dieses zur Beurteilung wichtiger Fragen nicht ausreicht, auf Zoologie, Botanik, Physiologie, Chemie und Physik als Hilfswissenschaften (im Original gesperrt) zurückgreifen. Wie ist nun der Gegensatz zwischen »anatomisch« und »zoologisch« gemeint? Wohl nicht im zünftlerischen Geiste, der die zur »Anatomie der medizinischen Fakultäten« gehörigen Wirbeltiere in Gegensatz zu den, den Philosophen zufallenden Protisten und Wirbellosen stellt?

Leider ja! Wo irgendwie angängig, werden nur Wirbeltierobjekte benutzt: der Morphologie des Kernes werden fast ausschließlich zwei Objekte zugrunde gelegt: Kerne aus den Kiemenblättchen der Salamanderlarve und Leucocytenkerne desselben Tieres.

In ganz schablonenhafter Weise wird aus dem Gebiete der Wirbellosen der berühmten Chironomuskerne und Pygärakerne Erwähnung getan, und damit ist die »Morphologie des Kernes« abgetan! Anhangsweise kommt H. auf die Kernäquivalente bei niederen Tier- und Pflanzenformen zu sprechen, und auf diesem Gebiete weiß er nur einen kurzen Auszug aus Wilsons Zelle mitzuteilen!

Wir suchen nicht in einem Buche, wie das Heidenhainsche, eine trockene Zusammenstellung, eine Systematik aller vorkommenden Kernformen — das wäre ja ganz zwecklos und langweilig —, aber wie läßt sich anders eine morphologisch begründete Anschauung über das Wesen der Architektur des Lebenden gewinnen, wenn nicht auf Grund der kritischen Betrachtung der von der Natur dargebotenen Formenmannigfaltigkeit!

In dem Kapitel über Centren, in welchem ja die Wirbellosen sowohl geschichtlich als auch qualitativ und quantitativ dominieren, ist der beschreibende

Teil der Darstellung breiter und objektiver gehalten, was allerdings die theoretische Verwertung nicht irgendwie günstig beeinflußt.

Es ist überhaupt bezeichend für H.s Methode, das Fazit nicht aus dem gesamten vorliegenden Material, sondern nur aus dem für seine Theorien günstigen Teil zu ziehen und die unbequemen Tatsachen, wenn überhaupt, so nur anhangsweise und ohne jede Beziehung zur vertretenen Theorie zur Sprache zu bringen. So werden die Protistenkerne kurzerhand abgefertigt, so auch die »unbequemen« Centriolen, die von der drehrunden Form abweichen: »Wenn wir von den verlängert stäbchenförmigen Centralgebilden, deren morphologische Natur noch nicht ganz aufgeklärt ist (? Ref.), einstweilen absehen, so haben wir im übrigen in jenen meist drehrunden kleinen Centriolen, wie sie allerorten vorkommen, offenbar histologische Elementarkörperchen oder Histomeren niederster Größenordnung vor uns, das heißt, die Centriolen sind histologisch in sich nicht weiter zusammengesetzt und kommen in dieser Beziehung mit den Chromiolen des Kernes überein.« (S. 403). Die Sache ist aber meines Erachtens die, daß es sich von den stäbchenförmigen Gebilden (und hakenförmigen und noch komplizierteren bei Myxine [Schreiner]) gar nicht absehen läßt, da ja sie es sind, welche die von H. für wichtig gehaltene und im weiteren breit ausgesponnene theoretische Formulierung über den Haufen werfen. Die Kunst der theoretischen Abstraktion liegt ja darin, daß Schwierigkeiten erobert, nicht umgangen werden: hic Rhodus, hic salta!

In analoger Weise werden rein willkürlich einzelne den einschlägigen Abschnitten zugehörige Klassen von Objekten von der Betrachtung ausgeschaltet und auf verschiedene Handbücher verwiesen. So bleiben z. B. im Kapitel Granulalehre die Granulationen der Nierenzellen unberührt unter Hinweis auf Metzners Aufsatz. Ob nicht gerade auf diesem Gebiete H.s theoretischen Erörterungen so manche Schwierigkeit erwachsen dürfte?

Es ist auch recht bedauerlich, daß Verf. nur denjenigen Stoff zur Sprache bringt, in welchem ihm »persönliche Erfahrung oder Übung« eigen ist, und u. U. aus diesem Grunde die Pointe der Frage, so z. B. die Lehre über Chromosomenindividualität und verschiedenes andere kurzerhand abfertigt. Wenn auch hier Verf. zweifelsohne durch übertriebene Bescheidenheit sich leiten ließ, so könnte so mancher Leser auf eine ganz andre Vermutung über die Beweggründe kommen.

Wir glauben durch die angeführten Beispiele gezeigt zu haben, daß H.s morphologischer Methode sowohl die genetische als namentlich die vergleichende Basis fehlt, die ja für den Morphologen vielleicht noch mehr als für den Physiologen eine notwendige Voraussetzung sein dürfte.

Wenn wir auch vorläufig nur die Mängel der rein anatomischen Betrachtungsweise, welche der lebenden Substanz von H. zuteil ward, hervorzuheben suchten, so wollen wir damit noch nicht gesagt haben, daß uns die Beschränkung der Aufgabe auf das morphologische Problem als zweckentsprechend oder fruchtbar erscheint. Gerade im Gegenteil!

Wir für unsren Teil glauben, daß eine engherzig anatomische Behandlung auf dem Gebiete von Zelle und Plasma nur höchst selten zu einem fruchtbaren Ergebnis führen kann. Da, wo wir an der Wurzel, an der Quelle der Lebenserscheinungen stehen, müssen die künstlich getrennten und abgesonderten Arbeitsmethoden und Betrachtungsweisen zu einer gemeinsamen »biologischen« zusammenfließen, da ja auch die Probleme, die uns auf diesem Gebiete entgegentreten, ganz spezifisch geartet sind. Bedenken wir, daß die anatomische

Untersuchung auf organologischem Gebiete es meistens mit funktionell (biologisch) wohlbekannten Objekten zu tun hat, deren Sinn nicht in ein tiefes Dunkel gehüllt bleibt, so wird die Aufgabe derselben präzis und klar: es gilt bei derselben für die bereits (sei es auch in groben Zügen) bekannten Eigenschaften (bzw. Funktionen) des Objektes eine strukturelle Basis aufzusuchen.

Wird diese Reihenfolge der Erkenntnis nicht eingehalten, so kommen wir tatsächlich, sogar in der makroskopischen Anatomie, zur wertlosen Anhäufung morphologischer Daten, die unverstanden und gebrauchsunfähig in der Rumpelkammer des Wissensschatzes unverwendet bleiben, wie es vielfach mit den in den Anfängen der anatomischen Forschung im Mittelalter gesammelten Tatsachen auch geschah.

Sollten wir nun jetzt in dieselbe Lage auf dem Gebiete der Cytologie kommen?

Hat es einen Wert, sich liebevoll in die Betrachtung der Form und deren Variationen, der Größe, Färbung usw. eines Objektes, wie z. B. das Centriol, zu versenken, wenn man zum Schluß über dasselbe nichts mehr anzugeben weiß als das: »die Centralkörperchen sind scharf umgrenzte solide Granula von sehr geringer Größe, seltener Stäbchen von gedrungener oder verlängerter Gestalt. Sie besitzen die Fähigkeit zu assimilieren (? Ref.), zu wachsen und sich durch Teilung oder Knospung zu vermehren. Sie zeigen in hohem Grade die Neigung, Gruppen zu bilden, wobei sie durch eine zwischen ihnen befindliche Substanz aneinandergekettet sind« (S. 269).

Wir unsrerseits glauben, daß die Zusammenfassung einer auf über 50 Seiten ausgesponnenen Darstellung der Centralkörper auf wesentlichere Punkte als die zitierten hinauszielen sollte und daß dieselbe durchaus biologischen Charakters sein müßte. Was kann von morphologischem Interesse für ein Gebilde noch übrig bleiben, welchem sein früher bei Heidenhain so beliebtes Characteristicum als »drehrund« abhanden kam, da wir nunmehr stäbchen- und kommaartige »Centralgebilde« kennen. Über die biologische Seite der Frage ließe sich dagegen viel Interessantes, zum Teil Sicheres, zum Teil auch Hypothetisches sagen, und worin soll denn das Werk, die Leistung eines Verfassers eines Handbuches auch liegen, wenn nicht darin, daß er uns auf Grund des angeführten Materials neue Ausblicke andeutet, uns zu einer Induktion verhilft?

Wenn uns somit eine »biologische« Betrachtungsweise auf unserm Gebiete sehr am Herzen liegt und uns als einzig fruchtbar erscheint, so müssen wir uns in der Diskussion dieses Punktes alle Reserve auferlegen so lange, als das Werk von H. noch nicht vollendet vorliegt und namentlich der dritte Teil fehlt.

Im H.schen Werke ist ein großer Abschnitt der Granulalehre gewidmet.

Wenn auch die Nebeneinanderstellung von »Kern«, »Centren« und »Granula« auf den ersten Blick einiges Befremden erwecken dürfte, so wird uns die Absicht des Verf. verständlich, sobald wir ersehen, daß die Granulalehre für ihn als Ausgangspunkt für die Erörterung seiner theoretischen Anschauungen über Struktur der lebenden Materie überhaupt dient, wobei unter »Struktur« nicht so das mikroskopisch Sichtbare, als Metastrukturen gedacht werden.

Die Metastrukturen werden nach H. gewissermaßen als logisches Postulat aus den Ergebnissen der morphologischen Betrachtung abgeleitet, wobei letztere uns auch den Weg angibt, auf welchem wir hier zu konkreten Vorstellungen gelangen können.

Für Heidenhain steht es fest, und darin werden wir ihm natürlich beipflichten, daß »die ganze Theorie (der metamikroskopischen Strnktureinheiten Ref.) sinnlos wäre, wenn man alle an zusammengesetzten Plasmamassen zu beobachtenden Lebenseigenschaften auf die ‚Protomeren' direkt übertragen wollte; denn das wäre eine einfache Zurückschiebung der Probleme auf unsichtbare Teilchen, und wir wären keinen Schritt vorwärts gekommen. Einen Sinn kann die Sache nur dann haben, wenn man die höheren Funktionen aus der Zusammenordnung der Protomeren oder der Architektonik des Plasmas, niedere aus der Struktnr des Protomers selbst zu begreifen sucht« (S. 499). Heidenhain hält letzteres für möglich und macht einen entsprechenden, weiter unten zu besprechenden Versuch; wir erachten dagegen, daß mit dieser Feststellnng zugleich das Urteil über alle denkbaren Metastrukturen, wie über die »atomisierende« Richtnng der Biologie im allgemeinen gefällt ist; doch darüber später. Wir wollen auf die alte, von H. aufgefrischte Schablone zu sprechen kommen, nach welcher eine Charakteristik des »Lebenden« (im Gegensatz zum Unbelebten? Ref.) gegeben werden soll.

Wir erfahren zunächst, daß die Summe von »drei Eigenschaften: Stoffwechsel, Teilungsvermögen, Massenzunahme, das Protomer vor niederen molekulären Gruppierungen auszeichnet, welche etwa in ihm enthalten sind« (S. 498).

An anderm Orte wird die »ursprünglich lebende« Natur der Granula in serösen Drüsenzellen durch folgende Merkmale begründet: »Die serösen Granula haben nämlich, wenigstens im allgemeinen, vor den Schleimgranulis folgendes voraus: 1. Sie besitzen immer begrenztes Wachstum; 2. Sie gelangen zu einer bestimmten Durchschnittsgröße, welche bei verschiedenen Drüsen ... spezifisch variiert; 3. Sie konfluieren niemals untereinander, sondern bewahren ihre morphologische Individualität; 4. Sie bringen in bestimmten Fällen eine besondere Binnenstruktur zur Ausbildung (Halbmonde); 5. Sie lassen in ihrer Geschichte zwei deutlich unterschiedene Perioden erkennen, eine erste des systematischen Aufbaues, eine zweite der atypischen Auflösung und Zerfall (S. 381).

Man sollte es kaum für möglich erachten, daß heutzutage derartige Formulierungen des »Wesens« des Lebens möglich wären. Da stehen noch die alten Sprüche in der Art: Ohne Phosphor kein Gedanke usw. himmelhoch darüber. Das Merkwürdigste ist aber, daß das allermeiste, wenn nicht alles von den aufgezählten Kriterien der »primitivsten Lebenseigenschaften« schon längst und unzählige Male an verschiedenen Modellen täuschend nachgemacht wnrde: wir brauchen nur an die Traubesche Zelle zurückzudenken und uns der Experimente von Bütschli, Roux, Rhumbler, Bernstein u. v. A. zu entsinnen.

Mit diesen Formeln ausgerüstet, glaubt H. die höheren Funktionen des Organismus als die nach Dimensionen des Raumes orientierten definieren zu können; diese Orientierung soll den Protomeren im allgemeinen noch nicht eigen sein und »erst auf der Basis der geordneten Zusammenfügung der Protomeren, also erst an räumlich orientierten Strukturen höherer Ordnung zustande kommen« (S. 499).

Wir glauben in letzterem Satze sowie in der oben gegebenen Definition des Protomers (im Gegensatze zu den zusammensetzenden Molekeln) die Achillesferse aller Metastrukturen vor uns zu haben: die Natur des Protomers ist nicht eine Resnltante oder gar eine Summe aus den »Einzelnaturen« der zusammensetzenden Molekel, ebensowenig wie die Eigenschaften der Strukturen höherer Ordnung (mikroskopischer) eine Resultante aus den Eigenschaften der Protomeren. Beide Male kommt etwas qualitativ neues hinzu, eine intensive

Größe, eine Konstante höherer Ordnung, um mit Driesch zu sprechen, und nur in letzterer liegt der Kernpunkt des Problems: es ist ja die Anordnung oder Orientiernng der Teile, ihre Verknüpfungsweise, nicht die Natur der Teile selbst, die sich hier als maßgebend erweist, mit andern Worten, etwas, was gar nicht atomisiert werden kann! Also wozu der Lärm? Sagt ja Verf. selbst ganz richtig, daß »in der konkreten histologischen Struktur sowohl wie auch bei den auf mikroskopischem Wege zu ermittelnden Lebenserscheinungen die Konstellation der Tatsachen eine derartige sein soll, daß sie den direkten Schluß auf die Metastruktur der lebenden Masse nicht nur ermöglicht, sondern geradezu fordert (im Original gesperrt).

Wie aus obigem hervorgeht, glauben wir nicht, daß ein ähnlicher Tatsachenzwang zur Aufstellung metastruktureller Theorien vorliegt, und können dem Verf. in seiner Hauptargumentation zugunsten der letzteren nicht folgen. Letztere lautet nämlich: »Bei Lichte besehen ist es selbstverständlich, daß die mikroskopisch sichtbaren Strukturerscheinungen, wie sie einerseits ohne merkliche Grenze in die makroskopischen Strukturformen übergehen, ebenso ohne merkliche Grenze in die metamikroskopische Struktur sich verlieren« (S. 489). Wir glauben Verf. richtig verstanden zu haben, wenn wir das »ohne merkbare Grenze« — einem »ohne Umschlag in der Qualität« gleichsetzen, denn andernfalls wäre ja der Satz eine Binsenwahrheit. So ist aber die »Selbstverständlichkeit« für uns durchaus nicht überzeugend. H. stützt sich vor allem auf die Spaltbarkeit alles Organischen und zwar auf eine unbegrenzte Spaltbarkeit desselben als auf den Hauptbeweis für seinen Ideengang. Seine pièce de résistance ist der Bau des Muskels, welcher das reinste Ineinanderschachtelungsbild darstellen soll.

Es scheint uns aber, daß schon an diesem günstigsten Beispiele der Fehler der Prämisse klar zutage tritt, da wir, in unsrer Spaltungsarbeit an die einzelne Muskelfaser angelangt, schon der Unstetigkeit der ersteren, der prinzipiellen Änderung der Sachlage gewahr werden müssen: die übrigens recht nahe Analogie zwischen Muskelbündeln verschiedener Ordnung und etwa den Cohnheimschen Feldern in einer Muskelfaser kann uns darüber nicht hinwegtäuschen, daß außerhalb und innerhalb der Muskelfaser die Sachlage eine ganz verschiedene ist, weil eben die Muskelfaser ein morphologisches und physiologisches Individuum (im etymologischen Sinne des Wortes) ist, weil, ganz unvermittelt, bei der Muskelfaser angelangt, neue Strukturbestandteile, wie Sarcolemm und Sarcoplasma und der Kernapparat der Faser in Erscheinung treten, denen ja auch ein Platz bei der weiteren Spaltung zugewiesen werden soll. Wie kann demnach von einem »unmerklichen Übergang vom Makro- zum Mikroskopischen« usw. die Rede sein?

Es braucht ja kaum hervorgehoben zu werden, daß es sich nicht um Zufälligkeiten des gewählten Beispiels, sondern um eine prinzipielle, dem Wesen des Organischen inhärente Sachlage handelt. Wie konnte H. übersehen haben, daß die Vorstellung von einem steten Übergang durch alle möglichen Größenordnungen wohl der Organisation eines Kristalls, nicht jedoch des Lebenden gerecht werden kann?

Gewiß müssen wir H. darin beipflichten, wenn er sich gegen das Dogma wehrt, welches die »Existenz ‚histologischer' Elementarteile schuf, welche immer über der Schwelle des Sichtbaren bleiben sollten« (S. 490).

Es folgt aber daraus durchaus nicht, daß eine »histologische« Fibrille auch weiterhin metamikroskopisch fibrillär spaltbar sein müsse, denn es läßt

sich ja mit Leichtigkeit ein Fall denken, wo z. B. ein histologisches fibrilläres Gebilde, eine Cilie usw., aus einer hohlen festeren cylindrischen Hülle mit homogenem flüssigen Inhalt oder dergleichen besteht. Analoger Möglichkeiten gäbe es natürlich eine unbegrenzte Fülle.

Wir wollen damit unsre Besprechung beschließen.

Wenn dieselbe etwas weitschweifig geworden, so hat es seinen Grund in der Bedeutung, welche naturgemäß einem Werke zukommt, welches der Feder eines der maßgebenden Histologen entstammt und in einem noch nie erreichten Umfange angelegt ist.

Das Werk soll den gegenwärtigen Stand der Cytologie erschöpfend schildern und zugleich die großen Direktiven für die weitere Forschung enthalten. Wir glauben aber, daß dasselbe vor allem den engen zünftlerischen Geist widerspiegelt, von dem die Cytologie beherrscht wird, soweit dieselbe als ein Abschnitt der mikroskopischen Anatomie behandelt und nach einem, im Präpariersaal gewonnenen, der Biologie so unendlich fern stehenden Gesichtspunkte gehandhabt wird. Gegen diese »antibiologische« Richtung in der Cytologie an der Hand eines konkreten Beispiels sich aufzulehnen, lag vor allem in der Absicht des Recensenten.

Alex. Gurwitsch (St. Petersburg).

Note on the number of the Somatic chromosomes in Funkia.

By

M. G. Sykes.

Girton College, Cambridge, & Bathurst Student of Newnham College, Cambridge.

With plate XVI.

STRASBURGER [1]) gives the number of chromosomes in the somatic nuclei of *Funkia* as twenty-four, the same number being also present during the reduction division. He notes the fact that greater differences in the sizes of the chromosomes are found in the latter case, and thinks it possible that twelve is really the reduced number, while some of the smaller chromosomes actually found are formed from larger ones by fragmentation.

An examination of some of the somatic nuclei in my preparations of *Funkia ovata* and *Funkia sieboldiana* suggested to me that in these cases more than twenty-four chromosomes were present, and, since this point appeared to be of some small interest, I have carefully studied these and other examples. It is not easy to count the somatic chromosomes in this genus; the nuclei are so large that they are generally continuous through two or three of my sections, and, as the longer chromosomes are often cut into two or more pieces, it is extremely difficult to distinguish between these pieces and the complete small chromosomes. The early archesporial divisions were

[1]) STRASBURGER; Über Reduktionsteilung, 1900, S. 45; Die Ontogenie der Zelle, Prog. rei. bot. I. 1. 1907, Fig. 28; Pringsheims Jahrbuch, 1905; S. 16—17.

chiefly examined but somatic nuclei from all other parts of the flower were also found in all stages of division. Anaphases and telophases were the most favorable stages for counting (Figs. 8—11), but the later anaphases and the prophases were more troublesome since the larger chromosomes are then very long and thin, while the smaller ones are often connected together in twos and threes by their ends[1], (Fig. 3).

In most cases it seems probable that I have rather underestimated the number of the chromosomes, but it was always possible to count at least thirty six. It was generally very difficult to decide on any definite figure between thirty-six and forty-eight, but an approximation to the latter was usually found. Fig. 3 represents three successive sections of the same nucleus, it does not seem possible to suppose that less than thirty whole chromosomes, (fifteen pairs) are distributed through the three sections, while at least twelve to sixteen chromosomes can be constructed from the cut portions. In Figs. 8—11, from forty to forty-eight chromosomes are represented in each nucleus. The following table gives the results of a series of countings; in a few cases one or more chromesomes were also present in another section of the same nucleus.

Table of countings.

46	49
45—48	46
45—?	47—48
47—48	47
37 [2]	49
35 [2]	49
40 [3]	44
44	51

The paired arrangement of the chromosomes is extremely striking, as was shown in some earlier figures[4]. Both long and short chromosomes undergo considerable contraction before division takes place and on the equatorial plate they are always more or less easily sorted into two sizes.

---

[1] Cf. M. G. Sykes; »Nuclear division in Funkia«, 1908. Archiv f. Zellf. I. S. 8—9.

[2] See Fig. 7a and description.

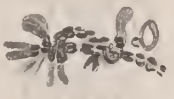
[3] A cut nucleus.

[4] M. G. Sykes l. c. p. 13 and Figs. 4, 7. Pl. I.

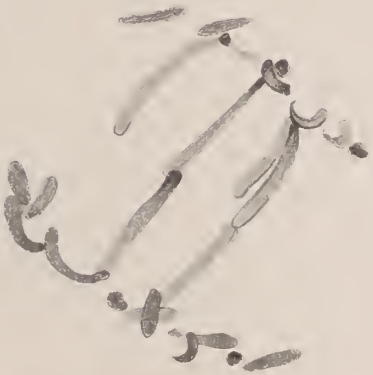
1.
2.
3b
3a
4.
5.
3c
11a

7a.

6.

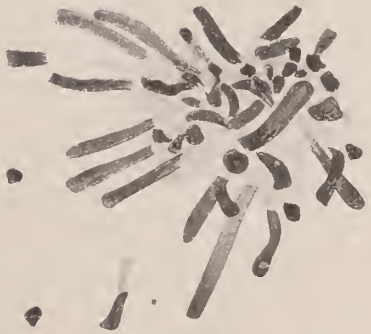


7b



9.

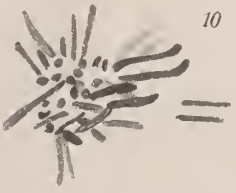
8.



9a

11b

10



...eltmann in Leipzig

Lith. Anst. v. Johannes Arndt, Jena

Conclusion. It appears certain the number of chromosomes in the somatic nuclei of *Funkia ovata* and *Funkia sieboldiana* is something over forty, and it is probable that it is forty-eight. This number is double the reduced number of chromosomes, as is normally the case in plants.

Botany School, Cambridge, January 1908.

Plate XVI.

Illustrating Miss Sykes note in Funkia.

All the nuclei figured were drawn from preparations stained with Heidenhains haematoxylin. They were all examined with a Zeiss 2 mm objective of 1. 4. N. A. and Zeiss Oculars 6, 8 and 18 and the figures were drawn with the aid of a camera lucida.

Fig. 1. Prophase of archesporial nucleus of *F. ovata*. The number of chromosomes counted is 46. (X 1150.)

Fig. 2. A section of a similar nucleus. 40 chromosomes are here present and at least 6—8 are found in the next section. (X 1150.)

Fig. 3*a*, *b*, *c*. Three consecutive sections of a similar nucleus in a slightly earlier stage, the long chromosomes being as yet little contracted. Not less than 30 whole chromosomes are present, and in all 44—48 were estimated. (X 3500.)

Fig. 4. Four pairs of chromosomes drawn out from a nucleus, in order to show the exact resemblance in size and shape of the members of a pair (X 3500.)

Fig. 5. Obliqne view of telophase seen from inner side of a spindle; 46—48 chromosomes. Obtained from ovary wall, *F. sieboldiana*. (X 3500.)

Fig. 6. Section of a metaphase, showing the much contracted chromosomes. (X 1150.)

Fig. 7*a*. *b*. Two consecutive sections of an archesporial nucleus of *F. ovata*. A third section was lost. In the two figured, thirty-seven chromosomes are estimated on the upper side of the spindle, thirty-five on the lower. (X 3500.)

Fig. 8. Polar view of telophase of a nucleus from the wall of the ovary in *F. sieboldiana*. About 44 chromosomes were counted. (X 3500.)

Fig. 9*a*, *b*. Two successive sections of a nucleus from the ovary wall in *F. ovata*. In Fig. 9*a* thirty-nine and twenty-seven chromosomes were counted, and in Fig. 9*b*, five and twenty-two chromosomes. In all, then, forty-four chromosomes were estimated at one pole of the spindle and forty-nine at the other. (X 1500.)

Fig. 10. Polar view of telophase of a nucleus from the ovary wall of *F. ovata*; about 46 chromosomes. (X 1500.)

Fig. 11*a*, *b*. The two ends of a spindle of a nucleus from the ovary wall of *F. sieboldiana*, from two successive sections. Fig. 11*a* = 45 chromosomes; Fig. 11*b* = 46—47 chromosomes. (X 3500.)

Les Divisions des Spermatocytes chez la Fourmi (Camponotus herculeanus L.),

par

le Docteur **Honoré Lams,**

Assistant d'histologie et d'embryologie à l'Université de Gand.

(Avec planche XVII.)

Les travaux récents de Meves, Mark et Copeland, Meves et Duesberg sur certaines phases de la spermatogenèse chez l'Abeille et chez la Guêpe, ont révélé une foule de faits intéressants de la plus haute importance biologique. Chez ces Insectes hyménoptères, les deux divisions successives des spermatocytes, correspondant aux mitoses de maturation de la cellule sexuelle femelle, s'effectuent d'une manière toute spéciale: chez l'Abeille comme chez la Guêpe, le spermatocyte de premier ordre émet un petit bourgeon qui se détache ensuite de la cellule; le noyau n'intervient aucunement dans cette division. Le spermatocyte de second ordre, chez l'Abeille, se divise en deux véritables cellules, avec protoplasme et noyau, mais de volume très inégal: seule la plus grande évolue en spermatide et spermatozoïde. La petite cellule restante subit un début de transformation, mais elle dégénère rapidement. Chez la Guêpe, au contraire, le spermatocyte de second ordre engendre deux cellules de mêmes dimensions qui se développent toutes les deux en spermatozoïdes.

D'après Meves et Duesberg, un processus analogue à ce dernier s'observe chez la Fourmi. Les auteurs n'ont pas étudié avec précision les faits qu'ils ont constatés: l'observation des cellules séminales — minuscules —, est en effet, comme ils le disent (5. p. 572), extrêmement laborieuse:

»Ganz die gleichen Verhältnisse wie bei den Wespen haben wir bei den Ameisen gefunden, von denen die größte deutsche Art, die

Roßameise, Camponotus herculeanus, untersucht wurde. Jedoch sind die Hodenzellen hier ganz außerordentlich klein, so daß sie einem genauen Studium große Schwierigkeiten bieten.«

M. le Professeur Meves m'a donné à examiner les préparations qui ont servi de base pour établir l'affirmation précédente, et m'a suggéré l'idée d'entreprendre l'étude détaillée des phénomènes de maturation au cours de la spermiogenèse chez la Fourmi. Malgré les minimes dimensions des cellules et la difficulté dans l'interprétation des faits observés, j'ai obtenu des résultats qui confirment en grande partie le fait précité: que les divisions des spermatocytes, chez la Fourmi, se font d'une manière semblable à celles chez la Guêpe.

Je tiens à remercier M. le Professeur Meves pour l'obligeance avec laquelle il a mis à ma disposition tout le matériel qu'il possédait, ainsi que pour les conseils éclairés qu'il m'a donnés au cours de cette étude, entreprise dans son laboratoire.

Matériel et Technique.

De même que chez beaucoup d'insectes, la spermiogenèse se passe, chez la Fourmi, pendant la vie embryonnaire. Les testicules que j'ai eus à ma disposition provenaient de nymphes de *Camponotus herculeanus L.*, envoyées de Silésie à M. le Prof. Meves. Fixés en partie dans le liquide de Flemming, dilué d'une quantité égale d'eau distillée, en partie dans le liquide de Hermann, les testicules, enrobés à la paraffine, ont été coupés à une épaisseur de 5 μ, et la majorité des coupes a été colorée à l'hématoxyline ferrique de M. Heidenhain. Pour les pièces fixées dans la liqueur de Flemming, j'ai également employé la nouvelle méthode préconisée par Benda pour la coloration des mitochondries et publiée récemment par Meves et Duesberg[1]). Ce procédé, devenu d'une exécution relativement facile, donne des résultats plus satisfaisants et plus constants que l'ancienne méthode. Un grand nombre de coupes a été traité à l'hématoxyline ferrique conformément à la technique indiquée par Meves[2]) (p. 417) pour la mise en évidence des centrioles. Ce sont surtout les préparations de pièces fixées à la liqueur de Hermann

---

[1]) Meves und Duesberg. Die Spermatocytenteilungen bei der Hornisse (*Vespa crabro L.*). Arch. f. mikr. Anat. Bd. 71. 1908.

[2]) Meves. Die Spermatocytenteilungen bei der Honigbiene (*Apis mellifica L.*) nebst Bemerkungen über Chromatinreduktion. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 70. 1907

qui sont favorables à l'étude de ces éléments. Les centrioles sont en effet souvent cachés par les mitochondries qui apparaissent nettement dans les cellules après fixation dans le mélange de Flemming et coloration à l'hématoxyline ferrique. D'un examen à l'état frais des éléments séminaux, il n'a pas pu être question: les dimensions des cellules ne dépassent pas 7 μ, et il faut au moins un grossissement de 1500 à 2000 diamètres pour se rendre compte des détails de leur structure.

Dans le travail suivant, je n'ai étudié que quelques stades de la spermatogenèse: la période d'accroissement ainsi que les deux divisions de maturation du spermatocyte. L'étude de la transformation de la spermatide en spermatozoïde ne peut — du moins pas à l'heure actuelle, ni chez l'espèce de Fourmi que j'ai examinée — conduire à des résultats suffisamment précis et complets. Des testicules de fourmis exotiques, contenant des cellules séminales plus grandes peut-être, constitueraient un matériel sans aucun doute plus favorable pour élucider cette question.

Période d'accroissement.

Les cellules les plus jeunes qu'il m'a été possible d'observer sont à leur période d'accroissement (Pl. 17 fig. 1): elles sont groupées dans des cystes, situés à l'extrémité des tubes séminifères, dans les testicules que j'ai étudiés; elles sont disposées de telle façon que le noyau soit périphérique et que les bouts effilés protoplasmiques regardent le centre du cyste.

Ces cellules, d'un diamètre moyen de 7 μ, contiennent un noyau arrondi (de 4 à 4,5 μ), dont la charpente achromatique est peu nette; quelques grains colorables se trouvent appliqués contre la périphérie de la membrane nucléaire. L'élément chromatique le plus apparent consiste en un corps arrondi, le plus souvent excentrique dans le noyau ou accolé à la membrane (fig. 1 et 20), et sur la nature précise duquel (nucléole ou amas chromatique) je ne puis pas me prononcer.

Le cytoplasme de ces cellules, colorées à l'hématoxyline ferrique, présente un aspect granuleux; grâce à la méthode de Benda, on y met en évidence des grains et des bâtonnets, intensément colorés en violet, s'entrecroisant dans tous les sens et accumulés en grand nombre dans la partie du cytoplasme tournée vers le centre du cyste (fig. 2). Ces mitochondries (granulations) et chondriokontes (filaments

ou bâtonnets) y sont tassés au point de former un amas compact presque indéchiffrable.

Tout à l'extrémité effilée de la cellule, on aperçoit le plus souvent un prolongement très colorable en bleu ou en violet, et qu'il faut interpréter comme un reste du fuseau achromatique de la dernière mitose des spermatogonies. Un grand nombre de cellules sont reliées entre elles par ces »Spindelrestkörper« et ne se détachent les unes des autres que tardivement: on retrouve des traces de ce reliquat fusorial à l'un des pôles du spermatocyte, pendant les phases ultérieures de son développement. Il ne m'a pas été possible de constater, à ce stade, l'existence de centrioles dans le cytoplasme cellulaire.

Période de maturation.

Pendant la période de maturation, le volume de la cellule reste à peu près le même qu'au stade précédent: on peut constater cependant que des spermatocytes, à la même phase de leur développement, présentent des différences de taille assez notables. Celles-ci sont dues avant tout à l'action des fixateurs employés, la liqueur de Hermann produisant, en général, une rétraction moindre que le liquide de Flemming; le volume et la forme de la cellule varient également d'après sa situation au centre ou à la périphérie du testicule: dans ce dernier cas, la fixation est meilleure et les altérations sont réduites au minimum.

Au fur et à mesure que le développement de la cellule avance, on observe des modifications dans la structure du noyau, assez caractéristiques pour qu'elles puissent servir de guide pour classer, dans leur succession réelle, les diverses phases de l'évolution des spermatocytes.

A un premier stade (fig. 21), la charpente achromatique du noyau, toujours encore arrondi, devient plus nette: les granulations colorables augmentent en nombre en même temps que le volume du corps chromatique diminue; celui-ci disparaît rapidement, sans doute au profit des grains disséminés dans toute l'aire nucléaire et reliés entre eux par des filaments assez épais, moins colorables. On se trouve en présence d'un état du noyau qui rappelle plus ou moins le spirem (fig. 3 et 22).

La cellule est restée pyriforme et le cytoplasme a conservé le même aspect qu'au stade précédent; toutefois, les éléments mitochondriaux semblent s'être tous réfugiés dans le pôle cytoplasmique du

spermatocyte, entre le noyau et le Spindelrestkörper, conservé à l'extrémité de la cellule. On observe que les grains ou grumeaux mitochondriaux sont devenus plus rares, alors que les chondriokontes ont augmenté sensiblement en nombre et se sont disposés, parallèlement les uns aux autres, parfois en deux traînées le long de la membrane cellulaire, le plus souvent en une seule, étendue entre le noyau et le bout effilé du spermatocyte.

Bientôt, dans le noyau arrondi, on constate que le spirem se condense à certains endroits (fig. 23) et que des chromosomes apparaissent sous forme de petits grumeaux arrondis, intensément colorables; chacun d'eux est divisé en deux amas chromatiques secondaires qui restent le plus souvent accolés, et sont disséminés dans toute l'aire nucléaire (fig. 4 et 24).

Dans le cytoplasme, on remarque la traînée de chondriokontes s'étendant le long de la membrane cellulaire. Entre celle-ci et le noyau — tout-à-fait excentrique — il existe un mince espace de cytoplasme où l'on peut apercevoir un granule fortement colorable par l'hématoxyline ferrique, et qui semble relier les membranes nucléaire et cytoplasmique: cette granulation correspond à un des centrioles du spermatocyte (fig. 4 et 5). Un second centriole est situé à l'extrémité effilée de la cellule, également contre la membrane cellulaire (fig. 4): ces deux éléments sont assez facilement reconnaissables, grâce à la particularite suivante — que l'on observe également chez la Guêpe et chez l'Abeille: à chaque centriole est attachée une vésicule très petite, en forme de gourde, faisant saillie hors de la cellule: ce minuscule appendice est nettement limité par une très fine membrane et contient un suc clair. Déjà à ce moment, la forme de la cellule s'est légèrement modifiée: le spermatocyte s'est allongé à son pôle protoplasmique, et cet étirement, parfois accompagné d'une très légère constriction vers le tiers supérieur du grand axe cellulaire, donne au spermatocyte l'aspect d'une massue. Il est assez rare cependant de trouver ce début de formation du bourgeon lorsque le noyau revêt l'aspect que je viens de décrire: le plus souvent, le bourgeonnement commence un peu plus tard.

Le noyau, au stade représenté fig. 6 à 10, n'a plus gardé sa forme bien arrondie. La membrane nucléaire est conservée, mais elle est devenue onduleuse et est attachée au centriole du pôle nucléaire; elle circonscrit un espace irrégulier contenant les chromosomes. Ceux-ci, le plus souvent bien séparés les uns des autres — une fixation défectueuse peut leur donner parfois l'apparence d'avoir conflué

en une seule masse — sont groupés au centre de l'aire nucléaire. Celle-ci est traversée par quelques fins filaments achromatiques assez indistincts (fig. 25), qui s'arrêtent à la membrane du noyau. Quelques fibres, rarement visibles, ont un trajet intra-cytoplasmique: elles convergent vers le centriole du pôle nucléaire (fig. 7a et 7b).

Dans le protoplasme cellulaire, sur les préparations colorées à l'hématoxyline ferrique, on observe la traînée de chondriokontes, sous forme d'une bande foncée (fig. 6, 8, 9), s'étendant d'un pôle de la cellule à l'autre, entre les deux centrioles, garnis de leurs appendices vésiculaires. La méthode de Benda met ces éléments bâtonnoïdes en évidence, avec une grande netteté (fig. 10). Parfois deux spermatocytes voisins restent reliés l'un à l'autre par le »Spindelrestkörper«, intensément colorable et situé dans le voisinage du centriole du pôle cytoplasmique, à l'extrémité effilée de la cellule (fig. 5).

La forme du spermatocyte, au stade que je viens de décrire, subit des modifications intéressantes. La partie effilée de la cellule (fig. 6) devient progressivement campanuliforme (fig. 7 à 10), et au niveau du tiers supérieur du grand axe cellulaire, on observe un léger étranglement, qui s'accentue au fur et à mesure de l'évolution du spermatocyte. En même temps, la partie du cytoplasme, située au-dessus de l'endroit de constriction, s'arrondit et devient globuleuse, de façon à figurer un véritable bourgeon. Au sommet de celui-ci (fig. 6 à 10), j'ai constaté avec certitude la présence du centriole, reconnaissable à son appendice extra-cellulaire; à des stades ultérieurs, il ne m'a plus été possible d'en retrouver des traces certaines à cet endroit. Ce bourgeon, rappelant le premier globule polaire expulsé par l'œuf, a un diamètre de 2 μ, et n'est rattaché finalement au spermatocyte que par un collet assez étroit; il contient parfois quelques grains colorables par le Krystallviolett, probablement de nature mitochondriale. Je n'ai pas pu observer, chez la Fourmi, les détails décrits par Meves et Duesberg chez la Guêpe, où les auteurs constatent, au niveau du point d'étranglement du bourgeon, l'existence de filaments achromatiques, dans lesquels il apparaît des granulations nodales se fusionnant plus tard en un corpuscule intermédiaire en forme d'anneau. Existe-t-il, chez la Fourmi, une cloison de séparation entre la cellule-mère et le globule expulsé? Il m'est impossible de l'affirmer avec certitude (fig. 12 et 16). A partir du stade de métacinèse des chromosomes contenus dans le spermatocyte, il devient même très difficile de retrouver une trace du bourgeon: exceptionnellement je l'ai vu encore adhérent à la cellule, lorsque celle-ci

commence à subir l'étranglement médian, marquant le début de la division cytoplasmique (fig. 16).

C'est ce bourgeonnement purement cytoplasmique, cette élimination d'une masse relativement minime du corps cellulaire, qui constitue l'équivalent de la première division de maturation du spermatocyte de premier ordre.

La description des différentes phases qui se succèdent pendant la seconde division de maturation sera brève: le processus de cette division rappelle en effet celui d'une mitose ordinaire.

Les chromosomes du noyau, disséminés d'abord irrégulièrement dans l'aire nucléaire, se disposent en une plaque équatoriale (fig. 26), située au milieu d'un fuseau de fibres achromatiques peu nombreuses, dont les extrémités convergent en un point (fig. 11), que l'on ne peut cependant pas considérer comme un centriole. Quand ce dernier élément est visible, il est situé tout à la périphérie de la cellule et est pourvu le plus souvent de sa vésicule (fig. 12, 16, 17).

Le fuseau siège au milieu de la cellule dans un cytoplasme plus clair: son axe longitudinal correspond au grand axe cellulaire, passant par le pôle nucléaire primitif et le pôle cytoplasmique, encore reconnaissable, grâce à la présence du bourgeon. La cellule est devenue arrondie; à sa périphérie, on retrouve le faisceau de chondriokontes disposés en un croissant (fig. 11), dont la concavité regarde la plaque équatoriale, et dont les extrémités se rapprochent de celles du fuseau achromatique.

Au moment de la métacinèse (fig. 12), on remarque, au centre du fuseau, une double rangée de chromosomes dont je n'ai pas pu établir le nombre exact. En s'écartant de plus en plus les uns des autres, ils laissent apercevoir des filaments achromatiques qui les réunissent (fig. 13).

Les chromosomes-filles, après le stade de dyaster, se conglomèrent en deux amas, reliés l'un à l'autre par des filaments achromatiques (fig. 14 et 15); quelques rares fibrilles s'attachent aux centrioles et ont un trajet intracytoplasmique, ne se dirigeant pas vers l'amas de chromosomes. On observe successivement des spermatocytes à corps cellulaire de plus en plus allongé; certains présentent un début d'étranglement à leur région moyenne (fig. 16); enfin, l'on se trouve en présence de deux cellules arrondies, contenant chacune un noyau, dans lequel les segments chromatiques se laissent parfois encore reconnaître à leur forme de grumeaux arrondis (fig. 17, 18,

19). Les deux noyaux-filles ont l'aspect de masses très colorables, irrégulièrement lobées. Elles sont reliées par un faisceau de fibres achromatiques qui présentent, au point où les deux cellules se touchent, des épaississements nodaux, formant ainsi une véritable plaque fusoriale (fig. 17). A ce stade, on peut encore constater l'existence du centriole, semblant faire corps avec la membrane cytoplasmique et pourvu de sa vésicule extra-cellulaire. Les deux éléments résultant de la seconde division de maturation du spermatocyte restent parfois accolés, mais les cellules se détachent rapidement les unes des autres et subissent ultérieurement leur transformation en spermatozoïde.

Pendant cette période, le cytoplasme du spermatocyte présente le même aspect qu'aux stades précédents et contient le mitochondriome, c-à-d. l'ensemble des mitochondries et chondriokontes, disposés en un croissant à la périphérie de la cellule (fig. 12). Quand la mitose est près de s'achever, lorsque le spermatocyte allongé renferme deux noyaux-filles (fig. 15), on remarque que le faisceau de chondriokontes est étiré dans le sens de l'axe de la cellule; il s'amincit bientôt à sa partie médiane, s'étrangle à ce niveau, et lorsque la division cytoplasmique est achevée, les cellules-filles contiennent chacune un amas de chondriokontes en forme de massue, à siège excentrique (fig. 19). Les deux mitochondriomes dérivés, de même volume, se touchent parfois par leur extrémité effilée, marquant ainsi nettement l'endroit où s'est effectuée leur division.

Conclusions.

Ainsi que l'avaient annoncé Meves et Duesberg, les divisions des spermatocytes, chez la Fourmi, se passent donc bien en réalité d'une manière analogue à celles décrites chez la Guêpe. A part quelques divergences concernant des détails de moindre importance, et sur lesquels j'ai attiré l'attention au cours de ce travail, les processus sont les mêmes dans les deux cas.

Chez l'Abeille, de même que chez la Guêpe, au fur et à mesure que le bourgeonnement cytoplasmique progresse, le noyau subit toutes les modifications que l'on observe au cours d'une mitose. Chez l'Abeille, il y a formation d'un fuseau complet à l'équateur duquel se rangent les chromosomes; chez la Guêpe, au contraire, un demi-fuseau seulement se forme, et les chromosomes restent disséminés entre les filaments achromatiques. Chez les deux insectes en question, les éléments chromatiques se tassent ensuite les uns contre les autres;

la mitose semble régresser, et ce n'est qu'après cette phase que commence la véritable seconde division.

Chez la Fourmi, les transformations du noyau m'ont semblé moins compliquées, et lors de la première division je n'ai pas constaté nettement l'existence d'un demi-fuseau qui régresserait pendant que le bourgeonnement s'achève, malgré que j'aie vu cependant, à un moment donné, des filaments achromatiques dans l'aire nucléaire.

La cellule diminuée d'un globule de cytoplasme en forme de bourgeon, mérite le nom de spermatocyte de second ordre; et chez la Fourmi comme chez la Guêpe, cet élément subit une véritable division en deux cellules de même volume qui se développeront en spermatozoïdes. Chez l'Abeille, au contraire, les deux spermatides sont de dimensions très différentes: la plus grande seule évolue en spermatozoïde complet.

Kiel, fin février 1908.

Bibliographie.

1. Meves. Über »Richtungskörperbildung« im Hoden von Hymenopteren. Anat. Anz. Bd. 24. 1903—1904.

2. Mark and Copeland. Some Stages in the Spermatogenesis of the Honey-Bee. Proc. of the Amer. Acad. of Arts and Sciences. Vol. XLII. n° 5. 1906.

3. Meves. Die Spermatocytenteilungen bei der Honigbiene (Apis mellifica L.) nebst Bemerkungen über Chromatinreduktion. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 70. 1907.

4. Mark and Copeland. Maturation Stages in the Spermatogenesis of Vespa maculata Linn. Proc. of the Amer. Acad. of Arts and Sciences. Vol. XLIII. n° 3. 1907.

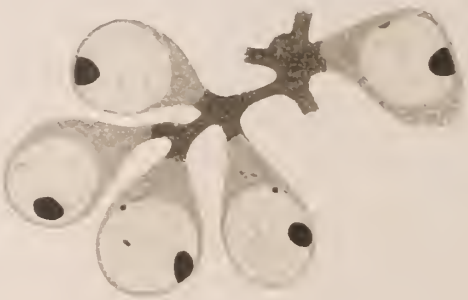
5. Meves und Duesberg. Die Spermatocytenteilungen bei der Hornisse (Vespa crabro L.). Arch. f. mikr. Anat. Bd. 71. 1908.

Explication des figures.

Spermatocytes de Fourmi (*Camponotus herculeanus L.*) dessinés à un grossissement de 2600 diamètres, et se rapportant aux périodes d'accroissement et de maturation.

Les cellules représentées fig. 4. 8, 9, 13, 14. 16, 17, 18, proviennent de testicules fixés à la liqueur de Herrmann; coloration à l'hématoxyline ferrique.

1



2.

7a

7b.

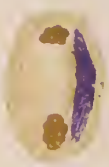
8.

9.

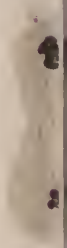
13.

14

15.



16.



20

21

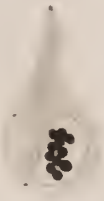
22.

23

4.

5.

6.



10.

11.

12.

17

18.

19.

24.

25.

26.

gelmann in Leipzig.

Lth. Anst. v. Johannes Arndt, Jena.

Les cellules correspondant aux fig. 1, 2. 3, 5, 6, 7*a* et *b*, 10, 11, 12, 15 et 19, proviennent de testicules fixés au liquide de FLEMMING. Coloration à l'hématoxyline ferrique, sauf les fig. 2, 3, 10, 11, 15, 19, où la coloration des coupes a été faite d'après la méthode nouvelle de BENDA.

Les fig. 20 à 26 représentent les diverses transformations que subit le noyau du spermatocyte avant de présenter l'aspect de la plaque équatoriale de la seconde mitose de maturation. Fixation au liquide de FLEMMING ou de HERMANN; coloration à l'hématoxyline ferrique.

Die Entwicklung der Keimzellen in den parthenogenetischen Generationen der Cladoceren

Daphnia pulex De Geer und Polyphemus pediculus De Geer.

Von

Alfred Kühn.

(Aus dem Zoologischen Institut der Universität Freiburg i. Br.)

Hierzu Tafel XVIII—XXI und 6 Textfiguren.

Einleitung.

1885 untersuchte Weismann die Reifung eines parthenogenetischen Eies — es war das von *Polyphemus oculus* Müll. (*pediculus* De Geer) — und beobachtete die Bildung eines Richtungskörpers (1885 S. 122). Weitere Untersuchungen der folgenden Jahre von Weismann und Ischikawa an Crustaceen und Rotatorien (1886, 1887, 1888, 1889) und von Blochmann an Aphiden (1887) ergaben Belege für das von Weismann 1887 formulierte »Zahlengesetz der Richtungskörper«, wonach bei parthenogenetischen Eiern ein Richtungskörper gebildet wird, während bei solchen, die einer Befruchtung bedürfen, zwei Richtungskörper sich abschnüren.

Ein besonderes Interesse gewannen diese Erscheinungen dadurch, daß Weismann sie in Beziehung setzte zu den allgemeinen Vorstellungen über das Wesen der geschlechtlichen Fortpflanzung, speziell dem Reduktionsproblem.

Wenn durch eine der Reifungsteilungen zur Vorbereitung für die Befruchtung eine Reduktion der Chromosomenzahl herbeigeführt wird (»Reduktionsteilung« Weismann), so war es erklärlich, ja zu vermuten, daß diese Teilung unterbleibt, wenn eine Vereinigung von zwei Geschlechtszellen nicht zustande kommt.

Bei der Untersuchung der Eireifung in noch weiterem Umfang und bei andern Tiergruppen zeigten sich jedoch Ausnahmen von dieser Regel, indem man fand, daß auch bei parthenogenetischen Eiern zwei Richtungskörper gebildet werden können. Platner (1888) zeigte zuerst für einen Fall von fakultativer Parthenogenese, bei den Eiern der Bombycide *Liparis dipar*, daß hier wie in den befruchteten Eiern zwei Richtungskerne gebildet werden. Daran schlossen sich die Beobachtungen von Blochmann (1889, 1892), Paulke (1899) und Petrunkewitsch (1901) für *Apis mellifica*, ferner von Henking (1888; 1892) für *Lasius niger*, *Rhodites rosae*, *Bombyx mori* und *Leucoma salicis*, von Doncaster (1906) für Blattwespen, W. B. von Baehr (1907) für *Bacillus rossii*, von Erlanger und Lauterborn (1897) für die Männchen ergebenden Eier von *Asplanchna priodonta*.

Nach Doncaster führt die zweimalige Teilung des primären Keimzellenkerns bei Blattwespen zu keiner Reduktion der Chromosomenzahl. Von den meisten Untersuchern wird jedoch eine Verminderung der Normalzahl auf die Hälfte angenommen. Auf welche Weise aber die durch Bildung der beiden Richtungskörper reduzierte Chromosomenzahl im Verlauf der weiteren Entwicklung wiederhergestellt wird, ist für die meisten Arten noch nicht anzugeben. Nur für die parthenogenetischen Eier von *Artemia salina* wurde von Brauer (1894) gezeigt, daß der zweite Richtungskörper, der bei diesem Krebschen ausnahmsweise gebildet werden kann, wieder mit dem Eikern verschmilzt. Für die andern angebenen Fälle, in denen zwei Richtungskörper in parthenogenetischen Eiern gebildet werden, ist eine solche »Befruchtung durch den zweiten Richtungskörper« [Boveri (1887)] auszuschließen.

Aber auch durch andre Momente wird das Problem der Reifung des parthenogenetischen Eies kompliziert. Die Beobachtungen zahlreicher, vor allem der frühsten Autoren über die Reifung befruchtungsbedürftiger Eier legten die Ansicht nahe, daß die erste Reifungsteilung stets eine »Äquationsteilung«, die zweite die Reduktionsteilung sei. In parthenogenetischen Eiern nahm man einfach einen Ausfall der zweiten reduzierenden Teilung an. So wurde dieser Typus einer »Postreduktion« (Korschelt) anfangs als der allgemein herrschende angesehen. Zahlreiche Untersuchungen der neueren Zeit zeigten aber, daß dem Modus der »Praereduktion« (Korschelt) auch eine erhebliche Verbreitung zukommt. Manche Autoren, so Montgomery und Grégoire (1905), neigen sogar dazu, ihn als den

herrschenden anzusehen. Jedenfalls machen die zahlreichen bestimmten Angaben von einer Reduktion im ersten Teilungsschritt es notwendig, den Charakter der Mitose dort zu untersuchen, wo nur eine Reifungsteilung beschrieben wird.

Eine weitere Verwicklung erfuhr das Problem durch die Beobachtung, daß bei zahlreichen Objekten aus dem Tier- und Pflanzenreich schon zu einer Zeit vor den Reifungsteilungen die Chromosomen in der Hälfte der somatischen Zahl vorhanden sind. Man sieht heute ziemlich allgemein in der »Pseudoreduktion« (Scheinreduktion) dieser Stadien einen wichtigen Prozeß in der Reifung der Keimzelle. Und auf die für so viele Fälle beschriebene Verbindung [= »Syndese« Häcker (1907)] von je zwei Chromosomen zu einem bivalenten Element (»Gamosom«), welches häufig noch einmal in jedem Teilelement längsgespalten als »Vierergruppe« (Tetrade) in die erste Reifungsteilung eintritt, hat man verschiedene Theorien aufgebaut.

Vielfach wird allgemein nur angenommen, daß ein wichtiger Stoffaustausch zwischen je zwei Chromosomen in ihrer Copulation stattfinde. Montgomery hat 1901 zuerst den Gedanken ausgesprochen, daß die Chromosomenpaarung vor dem Eintritt in die Reifungsteilungen eine Conjugation je eines väterlichen und eines mütterlichen Elements bedeute. Diese Ansicht haben besonders A. und K. E. Schreiner weiter ausgebaut.

Dieser »Conjugationshypothese« gegenüber vertritt Boveri (1904) sowie auch Rückert die Anschauung, daß in der paarweisen Anordnung der Chromosomen vor der ersten Richtungsteilung eine Einrichtung gegeben ist, die den Mechanismus der Reduktionsteilung ermöglicht, indem die Doppelchromosomen die in einer regulären Teilung vorliegenden längsgespaltenen Einzelchromosomen im Äquator der Spindel ersetzen und so eine zweireihige Anordnung der Elemente möglich machen.

Die eine wie die andre Auffassung bringt für die Reifung des parthenogenetischen Eies spezielle Probleme. So ist es von Interesse, auch für parthenogenetische Eier die Herkunft der Chromosomen, welche in die Richtungsteilung eintreten, kennen zu lernen. Über die Geschichte des parthenogenetischen Eikerns vor dem Eintritt in die Reifungsphase liegen jedoch bisher Untersuchungen kaum vor.

Zweck der vorliegenden Arbeit soll es nun sein, möglichst vollständig den Zyclus der Geschlechtszellen und speziell das Verhalten des Chromatins in ihren verschiedenen Zuständen in den partheno-

genetischen Generationen von zwei Cladocerenformen, *Daphnia pulex* De Geer und *Polyphemus pediculus* De Geer, klarzulegen.

Zunächst wird für die somatischen Zellen der untersuchten Arten die Normalzahl der Chromosomen und ihr Verhalten bei der Teilung zu untersuchen sein. Dann werden wir die Entwicklung der Urgeschlechtszellen in der Embryonalentwicklung zu beobachten haben, um hierauf im Ovarium des erwachsenen Tieres dem Keimzellenkern durch die Teilungen der Oogonien bis zur Oocyte zu folgen und weiter durch die Veränderungen der Wachstumsperiode zur Reifung. Nach der Betrachtung der Reifungsvorgänge schließen dann die Furchungsteilungen wieder an die embryonalen Zellgenerationen an, aus denen sich wieder die erste Anlage des Ovariums herleitet.

Material und Methode.

Die verbreitete *Daphnia pulex* wurde verschiedenen Tümpeln entnommen und teils gleich fixiert, teils in Aquarien gehalten. Aus letzteren wurden einzelne Weibchen ausgesucht und isoliert weiter gezüchtet. Die Eier wurden im Ovarium und im Brutraum lebend beobachtet und in den geeignet erscheinenden Stadien fixiert. *Polyphemus pediculus* hat in der Umgebung Freiburgs vereinzeltes Vorkommen. Besonders aus den Altrheinwassern am Kaiserstuhl bezog ich ziemlich reichliches Material. Es erwies sich als sehr schwierig, *Polyphemus* im Aquarium längere Zeit am Leben zu halten. Daher wurden die Individuen meist an Ort und Stelle durchgesehen und fixiert.

Als Fixierungsmittel wurde vor allem Sublimatlösung in der von Gilson-Petrunkewitsch angegebenen Mischung angewendet, aber auch vom Rath'sche Lösung und Chromsäure; doch erwiesen sich die in Sublimatlösung fixierten Tiere, besonders für die Anwendung verschiedener Färbungen, am geeignetsten.

Die ganzen Tiere, bzw. Eier wurden mit Alaunkarmin oder Boraxkarmin gefärbt, um eine genauere Orientierung über die vorliegenden Stadien, die räumliche Anordnung der Kerne usw. zu ermöglichen. Die Paraffinschnitte in der Dicke von 5, 7,5 und 10 μ wurden mit Hämatoxylin nach Delafield und Böhmer, unter Gegenfärbung mit Eosin oder Pikrokarmin tingiert, sowie vorgefärbt mit Bordeaux-Rot und nach Heidenhains Methode mit Eisenammoniumsulfat-Hämatoxylin behandelt.

Spezielle Untersuchung.

Daphnia pulex.

I. Die Chromosomen in den somatischen Zellen.

Für unsern Zweck ist es nicht nötig, die verschiedenartige Verteilung zu betrachten, welche das Chromatin im ruhenden Kern der verschiedenen Gewebszellen, jedenfalls im Anschluß an die spezielle Funktion der betreffenden Zelle, aufweist. Es handelt sich nur darum festzustellen, ob in den Zellen, welche das Soma des Körpers aufbauen, eine feste Anzahl von Chromosomen durch die aufeinanderfolgenden Teilungen durchgeführt wird, und wie diese Zahl sich zu der der Chromosomen der Geschlechtszellen verhält. Zu diesem Zweck suchte ich den Verlauf der Zellteilungen in Körperzellen festzustellen.

Besonders günstig für die Beobachtung somatischer Zellteilungen sind reifende Embryonen vorgerückter Stadien im mütterlichen Brutraum. Während des starken Wachstums und der Ausgestaltung der äußeren und inneren Organe finden sich zahlreiche Mitosen in den Zellen der drei embryonalen Keimblätter.

In Fig. 1—4 (Taf. XVIII) sind eine Reihe von Kernteilungsphasen aus dem ektodermalen Epithel eines schon ziemlich herangewachsenen Embryos wiedergegeben. Die ruhenden Kerne (Fig. 1) besitzen fast stets einen großen, stark färbbaren Nucleolus. Das Chromatin ist in Fäden im Kernraum verteilt, der Kernwand mehr oder weniger anliegend. Die Spindeln sind klein; an ihren Polen liegen sehr feine, scharfe »Centriolen«, die meist von einer deutlichen Polstrahlung umgeben sind. Die Chromosomen treten stark verkürzt in die Spindel ein, als Stäbchen von ca. 1—1,5 μ Länge und nicht viel geringerer Dicke; manchmal erscheinen sie leicht gekrümmt (Fig. 2). Im Verhältnis zu der geringen Ausdehnung der Spindel, in der Länge 4—5 μ, erscheinen sie recht groß. In den fertigen Äquatorialplatten sind sie sehr dicht zusammengedrängt. Ihre Zahl ist daher auf Seitenansichten nur ungefähr auf 7—10 zu bestimmen. So sind in einer Spindel, die Fig. 3 darstellt, bei verschieden hoher Einstellung sieben Chromosomen deutlich zu unterscheiden, während man zweifeln kann, ob eines oder das andre sich nicht von einem darunterliegenden schlecht abhebt. Äquatorialplatten in Polansicht lassen die Zahl acht als die wahrscheinlichste erscheinen (Fig. 2). In der Anaphase (Fig. 4) ist die geringe Zahl der etwa um die Hälfte kleineren Teil-

chromosomen meist auch leicht abzuschätzen. Nach dem Auseinanderrücken der Tochterchromosomen bleiben die Spindelfasern zwischen den beiden Gruppen noch ziemlich lange erhalten; in ihrer Mitte kommt eine typische Mittelplatte zur Ausbildung (Fig. 4).

Man findet auch im fortpflanzungsreifen Tier nicht selten Mitosen in den Körperzellen. Besonders günstig für die Beobachtung der Teilungsfiguren sind die Zellen des Darmepithels wegen ihrer relativ bedeutenden Größe. In Fig. 5 ist eine solche Mitose abgebildet. Eine sichere Ziffer möchte ich darnach für die Chromosomen nicht angeben, doch werden es auch zwischen sieben und zehn Stäbchen sein. Auch in Hypodermiszellen finden sich Teilungen. Sie geben jedoch wegen ihrer außerordentlichen Kleinheit keine klaren Bilder.

II. Die Urkeimzellen in der Embryogenese.

Nach den neueren Untersuchungen über die Embryonalentwicklung der Cladoceren differenzieren sich die Urkeimzellen in ziemlich frühen Embryonalstadien aus mesodermalem Material.

Samassa (1893) findet in seiner Arbeit über »Die Keimblätterbildung bei den Cladoceren« bei *Moina* und übereinstimmend damit bei *Daphnia* in einem Stadium des Embryos, in dem die Gastrulation abgeschlossen ist und sich das innere Blatt schon im vorderen Teile des Embryo in Mesoderm und Entoderm gesondert hat, die Genitalanlage aus jederseits vier Mesodermzellen bestehend, »welche den übrigen Zellen gegenüber durch ihre Größe kenntlich sind und gegen die primäre Leibeshöhle vorspringen« (S. 364 und 668 ff.).

Später kommen die mesodermalen Hüllzellen der Ovarialwand hinzu.

Zunächst bleibt die Zahl dieser Urkeimzellen gering, und Mitosen sind in ihnen selten anzutreffen. Später finden reichliche Teilungen statt, welche die Organanlage zu je einem beiderseits vom Darm liegenden, ziemlich starken Zellstrang machen. In Fig. 6 ist ein Teil eines Schnittes dargestellt, der das Ovarium eines Embryos veranschaulicht, zur Zeit, da die Extremitäten alle angelegt sind und im Auge die Bildung von Pigment begonnen hat. Die Ureizellen, welche die embryonale Anlage des Ovariums ausmachen, liegen dicht zusammen. Zellgrenzen sind zwischen ihnen meist undeutlich wahrzunehmen. Hüllzellen, die später das Ovarialepithel bilden, sieht man auf die Keimzellen aufgelagert. Das Plasma ist fein granuliert; da und dort sind kleine, mit Eisenhämatoxylin dunkler gefärbte Einschlüsse in unregelmäßiger Verteilung wahrzunehmen. Die ruhenden

Kerne sind durch eine scharfe Kernmembran vom umgebenden Zellkörper abgesetzt. Sie enthalten große, stark tingierbare Nucleolen. Die ziemlich blassen und dünnen Chromatinfäden sind um den Nucleolus zusammengedrängt oder locker im Kernraum verteilt. Drei Kerne sind auf dem Schnitt der Fig. 6 in Teilungsphasen getroffen. Die Teilungen der Urkeimzellen unterscheiden sich von somatischen Mitosen, wie man sie in denselben Embryonen finden kann, nur durch ihre beträchtlichere Größe, wie auch die ruhenden Kerne der Urkeimzellen einen größeren Umfang zeigen als die Kerne der meisten somatischen Zellen im gleichen Embryo. Die Spindeln sind ziemlich genau 6 μ lang, bei einem Äquatorialdurchmesser von ca. 3 μ. An den Polen der Spindel liegen auch feine Centriolen, von einer Polstrahlung umgeben. Die Chromosomen sind in der Prophase (Fig. 7) kurze, etwas gekrümmte Stäbchen (ca. 1,5 μ lang). Sie liegen in der Äquatorialplatte so dicht, daß in Seitenansichten ihre, wenn auch geringe Zahl schwer genau zu ermitteln ist. Man kann sieben bis neun zählen. Eine Polansicht zeigte acht Chromosomen (Fig. 8). Offenbar besteht eine Verschiedenheit zwischen den Chromosomenzahlen der Körperzellen und der Keimzellen in diesen Stadien nicht.

III. Die Ausbildung der Keimzellen im reifen Ovarium.

Die Fertigentwicklung der Ovarien nach der Geburt der Weibchen, der Bau des reifen Ovariums sowie die allgemeinen Verhältnisse der Eiausbildung bei den Cladoceren sind durch eine Reihe von Arbeiten, besonders von P. E. Müller (1868—69), Weismann (1876 bis 1879) und Claus (1876) klargelegt worden. Die Eierstöcke liegen zu beiden Seiten des Darmes, ziemlich genau in der Längsrichtung des Tieres. Am hinteren Ende entspringt der Eileiter, der ganz hinten in den Brutraum einmündet. Kurz nach der Geburt der Weibchen besteht das Ovarium noch aus gleichmäßig verteilten, indifferenten Zellen. Dann beginnt bei *Daphnia* am vorderen Ende die Differenzierung zunächst des Ovarialepithels zu einzelnen mächtigen Blasenzellen. Die ihnen zunächst liegenden Zellen werden zu den ersten heranwachsenden Keimzellen. Auf diese Verhältnisse gehe ich im einzelnen nicht mehr ein, da sie in den erwähnten Arbeiten ausführliche Darstellung gefunden haben. Ebensowenig beschäftige ich mich mit der Ausbildung der Blasenzellen bei der ersten Eiproduktion des Ovariums und jeweils nach der Ablage eines Eisatzes in den Brutraum, da Weismann Bau und Funktion dieser Bildungen schon eingehend beschrieben hat. Wir wenden uns gleich zur Betrachtung des

Baues der Keimzellen im reifen Ovarium, welches in der Periode vorgerückter Eiproduktion steht.

Fig. 9 und 10 geben Längsschnitte durch Ovarien mit Eiern auf verschiedenen Altersstufen. Die Hauptmasse des Ovariums wird eingenommen von den eben zur Ausbildung gelangenden Keimzellen (gr_1 und gr_2). Sie liegen in Gruppen von je vier Zellen zusammen, von denen die dritte vom Hinterende des Ovariums regelmäßig sich zur definitiven Eizelle (Ei) entwickelt, während die übrigen ihre Nährzellen (nz) darstellen. Diese Bildungsweise der Eier wurde von P. E. Müller aufgefunden und dann durch Weismann als allgemeines Vorkommnis bei allen Cladoceren erwiesen und in den speziellen Verhältnissen untersucht. Anfänglich sind alle drei Keimzellen von gleicher Größe. Dann wächst die Eizelle stärker als die andern, und speichert außerordentliche Mengen von Reservestoffen unter fortschreitender Rückbildung der Nährzellen. Ist diese Wachstumsphase abgeschlossen, so macht der Eikern die Veränderungen der Reifung durch, und die Eier sind zur Ablage in den Brutraum fertig. Hinter dieser Serie von Keimzellen in der vorgerückten Wachstums- und Reifungsphase liegen weitere Keimgruppen und schieben sich von hinten an der Außenseite des Ovariums dorsal allmählich vor (Kz), um nach der Ablage des ersten Eisatzes an dessen Stelle zu treten. An den Zellen dieser jüngeren Gruppen von Keimzellen ist noch nichts von einer Differenzierung in Ei- und Nährzellen zu sehen, alle haben noch gleiche Struktur und gleiche Größe. Diese Gruppen setzen sich weder gegeneinander noch gegen das Ende des Ovariums hin scharf ab, sondern gehen allmählich in die kleineren Zellen im Endabschnitt des Ovariums über. Dieser, das »Keimlager« (Weismann), enthält die jungen Oocyten in den Anfangsstadien der Wachstumsphase (Fig. 9 und 10, Oc.), bevor sie sich in Gruppen gesondert haben. Auf sie folgen die Oogonien (Og), aus deren Teilungen die jungen Oocyten resultieren.

Wir haben nun nacheinander die einzelnen Stadien der Eientwicklung im Ovarium zu untersuchen, und zwar:

1) die Oogonien (Keimphase),
2) die Wachstums- und Differenzierungsphase der Oocyten,
3) die Reifung der Eier.

1. Die Oogonien.

Die Zellen im Endabschnitt des Keimlagers (Fig. 11) sind klein, und das Plasma, das die Kerne umgibt, ist blaß gefärbt. Meist sind

die Zellen deutlich voneinander getrennt und liegen in lockerem Verband, stellenweise ist eine Abgrenzung nicht zu sehen, und die Kerne liegen dicht. Diese selbst sind sehr klein (etwa 3 μ im Durchmesser), wesentlich kleiner als die der Ureizellen in der Embryogenese. Im Ruhestadium (Fig. 12) enthalten sie das Chromatin in deutlichen Fäden, die locker im ganzen Kernraum verteilt sind. Die Nucleolen sind klein und blaß, häufig fehlen sie, manchmal sind auch zwei oder mehr vorhanden. Mitosen sind nicht immer, aber häufig, besonders am Rand dieser Zone zu finden.

Diese kleinen Kerne der Endzone des Ovariums sind offenbar die Oogonien in ihrer »Keimphase«. Sie müssen sich von den Urkeimzellen, die während der Embryonalentwicklung das Ovarium ausmachen, durch eine reihe Teilung herleiten. Die Mitosen, die man besonders in schon weit entwickelten Embryonen, die bald den Brutraum verlassen hätten, findet (vgl. Fig. 6), führen offenbar zu ihrer Bildung.

Die Oogonienteilungen fügen sich fast ganz der Beschreibung, welche für die Teilungen der Urkeimzellen gegeben wurde. Spindel wie Chromosomen sind etwas kleiner. Die Spindelfasern laufen an den Polen nach Centriolen zusammen, eine Polstrahlung ist meist wenig ausgeprägt. Die Chromosomen sind leicht gekrümmt. Ihre Zahl ist gering und offenbar dieselbe wie in den bisher betrachteten Mitosen. Günstig getroffene Prophasen (Fig. 13) oder Äquatorialplatten in Polansicht (Fig. 15) gestatten ziemlich sicher, die Zahl auf acht zu bestimmen. Auch Anaphasen (Fig. 16) zeigen in den Tochtergruppen diese Zahl als einen wahrscheinlichen Mittelwert zwischen verschiedenen Zählungen an einer Reihe von Präparaten. Jedenfalls ist sicher, daß die Chromosomenzahl in den Oogonienteilungen mit den bei somatischen Zellen und den Urkeimzellen gefundenen Zahlen übereinstimmt.

2. Die Wachstums- und Differenzierungsphase der Oocyten.

Auf die Endzone des Ovariums, welche sich durch die Kleinheit und blasse Färbung aller Kerne und das Vorkommen von Mitosen deutlich zu erkennen gibt, folgen größere Kerne in einem einheitlichen Plasma eingebettet. Sie nehmen mit der weiteren Entfernung von den Oogonien an Umfang zu und stellen die Oocyten I. Ordnung dar, welche in die Wachstumsperiode eingetreten sind.

Dieser Abschnitt in der Entwicklung der Keimzellen hat durch die Arbeiten der letzten Jahre besonders an Interesse gewonnen.

Bei vielen Formen wurde gezeigt, daß in den Stadien der Kernveränderung, die kurz auf die letzte Oogonienteilung folgen, sich besonders wichtige Prozesse am Chromatin des Keimzellenkernes vollziehen. Hier findet nämlich bei einer Anzahl von Objekten die Scheinreduktion der Chromosomenzahl von n auf $\frac{n}{2}$ statt, indem sich je zwei der aus der Anaphase hervorgegangenen Schleifen mit den Enden oder ihrer ganzen Länge nach aneinanderlegen und in den folgenden Stadien als Doppelchromosomen auftreten ($= \frac{n}{2} \cdot 2$). Für die Kenntnis der Chromatinverhältnisse bei der Parthenogenese ist gerade die Entscheidung der Frage, ob eine solche »Syndese« stattfindet oder nicht, von größtem Interesse.

Ferner sind für die »Individualitätstheorie« die Zustände des Kernes in der Wachstumsphase der Eizellen besonders wichtig geworden. Untersuchungen von Carnoy und Lebrun (1897—1899) und von Fick (1899) an den dotterreichen Eiern der Amphibien, von Gérard (1901) und Schockaert (1901, 1902) an den Eiern von Polycladen u. a. m. teilten mit, daß bei den betreffenden Formen eine Kontinuität zwischen den Chromosomen der letzten Oogonienteilung und den in die Reifungsteilung eintretenden Chromatineinheiten nicht bestehe. Nach den erwähnten Autoren löst sich das Kernnetz, das nach der Telophase der letzten Oogonienteilung entsteht, völlig auf, und die Chromosomen der ersten Richtungsspindel sind entweder völlige Neubildungen oder mindestens Neuordnungen des in minimale Portionen zerfallenen Chromatins der letzten Zellgeneration.

Noch ein weiteres, allgemein cytologisches Interesse knüpft sich an die Wachstumsphase tierischer Eier. Eine Reihe von Untersuchungen über die Bedeutung des Nucleolus für die Physiologie der Zelle stützt sich besonders oder ausschließlich auf sein Verhalten während dieser Zeit der Entwicklung der Eizelle, so z. B. die Arbeiten von Häcker (1893, 1895), Carnoy und Lebrun, Lubosch (1902), Guenther (1903) u. a.

Besonders kompliziert liegen die Verhältnisse in diesen Stadien dadurch, »daß die Eizelle nicht bloß die Qualitäten einer Keimzelle hat, sondern daß sie gleichzeitig mit Rücksicht auf ihre besonderen Funktionen bei der amphigonen Fortpflanzung eine hochspezialisierte, zu excessiven vegetativen Leistungen befähigte Drüsenzelle ist« (Häcker 1907, S. 21). Von diesem Gesichtspunkte aus werden wir die Veränderungen im Plasma der wachsenden Eizelle, die Vorgänge

der Resorption des Nährzellenmaterials und der Dotterbildung ebenso wie die Umwandlungen des Kernes zu untersuchen haben.

Die ganze Wachstumsperiode zerfällt in zwei Unterphasen, die scharf voneinander getrennt sind:

a. das gemeinsame Wachstum der Keimzellen vor ihrer Differenzierung in Eizellen und Nährzellen,

b. die Differenzierung der Eizellen.

a) Das gemeinsame Wachstum der Keimzellen.

Die jüngsten Ooeyten, die sich durch ihre Größe noch gar nicht oder kaum von den angrenzenden Oogonien unterscheiden, zeigen schon bald einen großen und stark färbbaren Nucleolus, der offenbar gleich nach der letzten Oogonienteilung zur Ausbildung kommt. Durch dieses Merkmal der Kerne setzen sich die beiden Zellarten scharf voneinander ab (Fig. 11 und 18). Das Protoplasma, in dem die Ooeyten liegen, zeigt zunächst keine Abgrenzung in die einzelnen Kernen zugehörigen Plasmabezirke; erst gegen das Ende des Keimlagers zu setzen sich die Zellen deutlicher gegeneinander ab.

Die Figg. 18, 20, 22—24, 26—27, 30—36 geben stets in derselben Vergrößerung die Veränderungen des Kernes in der Wachstumsperiode wieder. In den jüngsten Ooeyten (Fig. 18 und 19) sieht man im Kernraum die Chromosomen locker verteilt. Sie sind noch einzeln zu unterscheiden und sind schleifen- oder fadenförmig. Sie laufen über den Nucleolus weg, und man sieht ihre Enden frei in den Kernraum hinausragen. Oft ist das eine Ende durch den Nucleolus verdeckt. Nach ihren freien Enden zu urteilen ist die Zahl der Schleifen dieselbe wie in den Anaphasen der Oogonienteilungen. In den anschließenden Kernen, welche in zunehmender Größe die nächsten Partien des Keimlagers einnehmen (vgl. Fig. 11), tritt eine Tendenz der Chromatinfäden zutage, sich nahe um den Nucleolus anzuordnen (Fig. 20 und 21). Bei starker Eisenhämatoxylinfärbung erhält man häufig eine schwarze Masse, in welcher sich die Fäden nicht vom Nucleolus abheben. Aus der unregelmäßigen Begrenzung sehen nur noch einzelne Chromatinenden und -schlingen weiter hervor (Fig. 20). Bei schärferer Differenzierung oder bei einer andern Doppelfärbung (Hämatoxylin-Eosin oder Alaunkarmin-Bleu de Lyon) erkennt man den Nucleolus völlig intakt und um ihn aufgeknäuelt die Chromosomen (Fig. 21). Dieses Stadium fordert eine vergleichende Betrachtung. Denn bei vielen Objekten ist in Oogenese wie auch Spermatogenese kurz nach der letzten Teilung der Oogonien ein Zustand der Ge-

schlechtskerne beschrieben worden, »während dessen die Kernsubstanz eine mehr oder weniger starke einseitige Kontraktion aufweist« (Häcker 1907 S. 72). Dieses Stadium, welches bei verschiedenen Formen lange andauert und besonders typisch ist, wird heute meist als »Synapsis« bezeichnet. Um alle Nebenbedeutungen des Wortes Synapsis, welche sich auf Paarungsverhältnisse der Chromosomen beziehen (eigentlich war dies allerdings die Definition von Moore) zu vermeiden, läßt sich auch im Anschluß an Mc. Clung (1905) die Bezeichnung »Syniscesis« für diesen Zustand des kontrahierten Kerngerüsts oder Chromosomenknäuels verwenden. Die Angaben der Autoren über Form, Zeitpunkt und Bedeutung dieser Bilder sind sehr verschieden. Bei einigen Objekten zeigt dieses Synapsisstadium dadurch eine besondere Regelmäßigkeit, daß die Chromatinschleifen eine konstante Orientierung haben. Die V-förmig zusammengebogenen Enden der Chromosomen konvergieren nach einem Punkte im Kern, an dem manchmal der Nucleolus liegt. So berichten z. B. neben andern Schleip (1906, 1907) von Planarien, und zwar für Oogenese und Spermatogenese fast übereinstimmend, Henderson (1907) für die Spermatogenese von *Dytiscus marginalis*. Beide Autoren sehen in diesen Stadien eine Beziehung zur Chromosomenpaarung. Meist wurde ein so regelmäßiges Verhalten nicht angegeben. Von besonderem Interesse sind für uns die Angaben, welche schon über Crustaceen vorliegen. Lerat (1905) beschreibt bei *Cyclops strenuus* eine breite Zone der Synapsis. Die Chromosomen stellen dort in der Oogenese ziemlich lange Fäden dar, die im sonst hellen Kernraum einseitig aufgeknäuelt sind. Der Nucleolus liegt dabei exzentrisch und zeigt zum Chromatinknäuel keine bestimmte Orientierung, manchmal ist er in ihn mit einbezogen. Woltereck (1898) beschreibt bei dem parthenogenetischen Ei von *Cypris* eine recht typische Synapsis mit starker einseitiger Zusammenziehung des »Chromatinfadens« und exzentrischer Lage des Nucleolus an dem dem Synapsisknoten gegenüberliegenden Kernpol (S. 603). Er glaubt, in diesen Figuren rudimentäre Ansätze zu einer unterdrückten Kernteilung sehen zu müssen.

Ist nun bei *Daphnia* die Chromatinanhäufung um den Nucleolus in den beschriebenen Stadien der »Synapsis« andrer Objekte gleichzusetzen und als »atypische« Synapsis zu bezeichnen?

Ein andres Stadium im ganzen Verlauf der Oocytenentwicklung ist jedenfalls nicht dafür anzusprechen. Die Bilder sind manchen andern, die von den betreffenden Autoren als Synapsis bezeichnet werden, im allgemeinen ähnlich; sie erinnern z. B. an einige Figuren,

die Lerat für Copepoden gegeben hat. Doch es fehlt jede Einseitigkeit der ganzen Kontraktion. Auch sonst ist eine bestimmte Anordnung der Chromosomen, solange sie um den Nucleolus zusammengedrängt sind, nicht zu bemerken. Dann scheint auch die dichte centrale Lagerung nicht in den Ovarien aller Tiere und nicht bei allen Zellen eines und desselben Ovariums in gleicher Vollständigkeit zustande zu kommen, wenn auch eine mehr centrale als periphere Verteilung des Chromatins in den ersten Wachstumsstadien der Oocyten bei *Daphnia* die Regel ist. Eine solche centrale Lagerung des Chromatins konnte ich jedoch auch in andern Zellen nicht selten sehen, so besonders in den embryonalen Ureizellen (Fig. 6), wo sie oft ähnlich dicht sein kann wie in den Oocyten kurz nach der letzten Oogonienteilung.

Darnach scheint mir die Gleichsetzung dieses Stadiums mit dem, was man in typischen Fällen als Synapsis bezeichnet, nicht berechtigt. Es sei nur darauf hingewiesen, daß bei manchen andern Objekten eine typische einseitige Kontraktion auch zu fehlen scheint, und einige Autoren, so Meves und Häcker, neigen überhaupt dazu, diese Kontraktion als einen künstlich durch Einwirkung des Fixierungsmittels erzeugten Zustand anzusehen.

Folgt man nun den größer werdenden Oocyten in ihrer Aufeinanderfolge im Ovarium weiter, so sieht man das Chromatin aus der mehr oder weniger dichten Lagerung um den Nucleolus sich lockern und in Gestalt eines Netzwerks feiner, gekörnter Fäden über den ganzen Kernraum ausbreiten (Fig. 22). Ob sich nun die Chromosomen der Anaphase der letzten Oogonienteilung hintereinander in einen kontinuierlichen Kernfaden zusammengereiht haben, der vielfach gewunden und verschlungen ist, oder ob ein Gemenge einzelner Chromatinfäden vorliegt, ist schwer mit Bestimmtheit anzugeben, doch glaube ich das letztere. Man sieht in dem fädigen Netzwerk viele freie Enden, die kaum alle als durchschnittene Fadenschlingen zu deuten sind. Die Fäden haben sich jedenfalls sehr verlängert und laufen vielfach übereinander und durcheinander. Ihre Länge nimmt auch in den folgenden Stadien des Kernwachstums noch stark zu (Fig. 23 und 24); denn das Volumen des Kernes vergrößert sich beträchtlich, ohne daß dabei das den Kernraum ausfüllende Fadenwerk lockerer würde. Fig. 22 und 23 stellen Keimzellen dar aus dem allmählich hinter der ersten Eiserie nachrückenden Material (vgl. Fig. 9 und 10 Kz). In Fig. 24 ist nun eine Keimzellengruppe wiedergegeben, welche in den vorderen Teil des Ovariums getreten ist, nach-

dem eine Anzahl reifer Sommereier in den Brutraum abgelegt wurde. Es ist die am weitesten vorn gelegene Gruppe, und man sieht, daß die eine Zelle (die zweite von vorn) die drei andern bereits an Größe übertrifft. Damit ist der erste Schritt zur differenten Ausbildung einer Eizelle gemacht, und der erste Teil der Wachstumsphase, in dem sich alle Keimzellen gleich verhalten, ist durchlaufen.

Die histologische Struktur des Zellplasmas wie auch der Bau des Kernes ist bis hierher in allen vier Schwesterzellen gleich (Fig. 24). Der Nucleolus ist außerordentlich groß. Er ist nicht kompakt und gleichmäßig, sondern zeigt in seinem Innern Hohlräume; meist sind es zahlreiche kleinere oder wenige große Vacuolen, die auch am lebenden Tier gut zu sehen sind. Das Netz der Chromatinfäden ist ziemlich dicht. Die einzelnen Fäden sind deutlich gekörnt. Ihre Grundlage bildet ein schwach gefärbter Faden, und darauf sind dunklere Körner aufgereiht. Sie sind nach der üblichen Terminologie als »Mikrosomen« zu bezeichnen und stellen kleine Körnchen von unregelmäßiger Begrenzung, bald kugelig, bald von mehr eckigem Umfang dar. Bei starker Vergrößerung fällt es auf, daß fast nie auf weitere Strecken ein einzelner Faden verläuft. Sind nicht sehr viele unauflöslich dicht übereinandergelagert, so sieht man fast immer zwei Fäden eng nebeneinander herlaufen oder einen sich plötzlich in zwei nahe beieinanderliegende spalten, die vielleicht später wieder nicht voneinander zu trennen sind (Fig. 25).

Diese Erscheinung von Doppelfäden drängt sich in den verschieden behandelten Präparaten immer wieder auf, und ich glaube kaum, daß man sie mit einer lediglich zufälligen Nachbarschaft von Fäden im »Knäuelstadium« erklären kann. Zu häufig kommen zwei nahe nebeneinanderziehende Fäden aus der Tiefe des Kernraums, und man kann ihren parallelen Verlauf durch verschiedene Windungen bei wechselnder Tubuseinstellung verfolgen. Es erhebt sich dann die Frage, wie diese Fadenpaare entstanden sind. Sind sie das Resultat einer Syndese, oder verdanken sie einer Längsspaltung der Einzelfäden ihren Ursprung?

Diese Frage ist hier nicht leicht zu entscheiden. Das dichte Netzwerk von blassen Fäden, das den wachsenden Kern in den früheren Stadien durchzieht (Fig. 22, 23) gab mir über die Herkunft dieser Gebilde keine Auskunft. Wenn auch die große Zahl der dünnen, reich gewundenen Fadenschlingen kaum für eine Zusammenlagerung zu einer halben Anzahl spricht, so ließe sich dies Bedenken doch durch die Annahme eines sehr starken Längenwachstums be-

seitigen. Ein Zusammenstrahlen aller Fäden nach einem »Cytocentrum« zu, eine bestimmte Orientierung im Kern zeigen die Fäden nicht, wie aus den Figuren ersichtlich ist. Betrachtet man einzelne Fadenteile allein, so erinnern sie ohne Zweifel an die Bilder, welche z. B. A. und K. E. Schreiner für *Tomopteris* geben und aus bestimmten Gründen als parallele Conjugation der Chromosomen deuten. Auf der andern Seite werden frühe Verdoppelungen der Chromosomen (Schreiners), »längsgespaltene Knäuelstadien« oder eine »Verdoppelung des Kernnetzes« (Bouin) viel beschrieben und auch für somatische Zellen, wo eine Copulation von Chromatinelementen doch sicher auszuschließen ist. Eine endgültige Entscheidung darüber, ob in den beschriebenen Doppelfäden syndetische Gamosome oder längsgespaltene Einzelfäden vorliegen, kann nur ein Vergleich der Zahl der Chromosomen vor dem Eintritt in das Kernruhestadium der Wachstumsperiode und nach demselben geben. Wir werden also auf diese Frage zurückkommen, nachdem wir die Ausbildung der definitiven Chromosomen für die Reifungsteilung besprochen haben.

b) Die Differenzierung der Eizellen.

Die erste Differenzierung in den Keimzellengruppen ist ein ungleiches Wachstum der vier Zellen (Fig. 24). Sie nehmen alle noch beträchtlich an Größe zu, aber viel mehr als die andern die dritte vom Keimlager aus (Fig. 9). Die histologische Struktur des Plasmas und des Kernes bleibt in den Nährzellen zunächst auch noch weiter dieselbe, während sich in den definitiven Eizellen verschiedene Veränderungen vollziehen. In dem stark wachsenden Plasmakörper werden Reservestoffe abgelagert und parallel damit geht ein Wachstum des Kernes.

Betrachten wir zunächst die beginnende »Deutoplasmabildung«. In der Eizelle treten Secretvacuolen auf, die wahrscheinlich ein Öl enthalten. Sie lösen sich bei der Alkoholbehandlung der Tiere und stellen daher auf den Schnitten durch die folgenden Stadien helle Lücken dar. Dazwischen sieht man Ballen andrer Reservestoffe, zunächst in geringer Zahl und klein, allmählich an Zahl zunehmend und wachsend. In ihrer Färbung mit den angewandten Farbstoffen unterscheiden sie sich zunächst von dem umgebenden Plasma wenig, später aber färben sie sich mit Pikrokarmin im Gegensatz zu diesem intensiv gelb (Fig. 10) oder nach Behandlung mit Eisenammoniumalaun mit Heidenhainschem Hämatoxylin tief blauschwarz; mit Bleu de Lyon werden sie blaßblau gefärbt und heben sich auch so vom Plasma gut

ab. In den Nährzellen trifft man nie Öltropfen oder andre Reservesubstanzen, wie sie in der Eizelle gefunden werden, in Speicherung.

Die Struktur des Kernes ändert sich auch bald in den Eizellen. Der Nucleolus wächst noch weiter, aber nicht mehr im selben Verhältnis wie der übrige, mächtig anschwellende Kernkörper; so erscheint er nun im Verhältnis kleiner (vgl. Fig. 24 und 27). Seine Begrenzung ist nicht mehr scharf und gleichmäßig; in ihm treten die Vacuolen mehr hervor. Entweder nimmt ein großer centraler Hohlraum seinen Hauptkörper ein, oder es zerklüften viele kleine blasige Räume sein Inneres. Auch das Chromatin bekommt ein andres Aussehen (Fig. 26 und 27). Die Fäden liegen nun locker, wahrscheinlich hauptsächlich deshalb, weil sie sich über einen viel größeren Raum verteilt haben. Sie werden allmählich dicker und erhalten zackige Konturen (Fig. 27). Es scheinen sich unregelmäßige Ästchen an ihnen anzusetzen, und traubige Gebilde verdecken die einzelnen Mikrosomen. Bei stärkerer Vergrößerung (Fig. 28 und 29) gewinnt man den Eindruck, daß sich eine Substanz in vielen kleinen Körnern oder Tröpfchen auf den feinen Fäden auflagert, die noch immer als Grundlage der dickeren Stränge fortbestehen als Mikrosomenreihen auf einem schwach gefärbten Lininband (Fig. 28). Auch in diesen Stadien sieht man fast immer feine Doppelfäden, die fast noch mehr auffallen als vorher in dem dichten Netzwerk (Fig. 27, 28, 29). Woher stammt nun die Masse, die sich den Chromosomen auflagert und ihre Konturen verwischt? Man könnte sie als ein Produkt ihres Stoffwechsels ansehen, das von ihnen ausgeschieden wird, eventuell ein Umwandlungsprodukt des Chromatins. Auffallend ist aber die Übereinstimmung ihrer Tinktion mit der des Nucleolus, und ich bin der Ansicht, daß diese Substanz mit der Nucleolarmasse identisch ist. Die Bildung dieser Körnchenkonglomerate fällt zusammen mit Auflösungserscheinungen am Nucleolus, stärkerer Vacuolisierung und dem Verschwinden seiner ganzen Ränder. Die folgenden Stadien zeigen immer deutlicher die Erscheinungen des Zerfalls. Wenn der Nucleolus vorher nur am Umfang abzuschmelzen schien, so brechen jetzt die Vacuolen nach außen durch, und die Ränder bröckeln ab. Allmählich verwandelt sich der ganze Körper in eine körnige Masse, die sich von ihm aus über den ganzen Kernraum ausbreitet (Fig. 30 und 31). Die Körnchen oder Schollen, die sich früher nur auf den Chromatinfäden zeigten, sind nun über das ganze Kerninnere verstreut. Besondere Anhäufungen der nucleolaren Zerfallmasse finden sich auch jetzt noch auf den schwach färbbaren, dünnen Chromatinfäden.

In den nächsten Stadien zerfällt der Nucleolus vollständig (Fig. 31, 32), und seine Reste verdecken mehr und mehr die Kernfäden, die sich — so in Fig. 32 — nur noch als Grundlage einer mehr strangweisen Lagerung der Körner an manchen Stellen des Kernes vermuten lassen. Der Kern der Eizelle hat damit die Periode seines positiven Wachstums überschritten. Fig. 30 stellt einen Kern im Stadium seiner maximalen Größe dar, während die darauffolgenden Bilder Kerne wiedergeben, deren Größe schon im Abnehmen ist.

Zurzeit der maximalen Kerngröße ist auch das Ei ausgewachsen; während der folgenden Kernveränderungen wächst das Ei nicht mehr nennenswert. Kernwachstum und Wachstum des Protoplasmakörpers stehen also in direkter Parallele. Es erübrigt, nun noch etwas spezieller auf die Vorgänge der Reservestoffspeicherung im Ei einzugehen. Wenn das Ei auch sicher durch Vermittlung des Ovarialepithels Stoffe aus der das Ovarium umspülenden Blutflüssigkeit erhält, so wird doch die Hauptmasse der Nahrungsstoffe von den Nährzellen geliefert. Diese selbst werden von einem gewissen Stadium an, das etwa Fig. 9 wiedergibt, kleiner und führen ihre Körpersubstanz dem Ei zu. Eine Fusion zwischen den Zellen findet dabei nicht statt, wie das beispielsweise bei Hydromedusen der Fall ist. Die Zellen berühren sich nur nahe, und von den Nährzellen diffundieren gelöste Stoffe in die Eizelle. In welcher Form der Eizelle das Material geliefert wird, läßt sich nicht feststellen, jedenfalls ist es von andrer chemischer Konstitution als die Substanzen, welche gespeichert werden. Das Deutoplasma, gebildet aus den beiden Arten von Ablagerungsprodukten, die wir schon früher erwähnten, nimmt allmählich den meisten Raum in der Zelle ein. Die alkohollöslichen Tropfen fließen in wenige größere zusammen und bilden schließlich einen großen centralen Öltropfen. Die beim Fixieren ausgefällten Dotterkugeln bilden eine dichte Masse im Innern des Eis. Zwischen ihnen liegt ein feinmaschiges oder engwabiges Plasmanetz. Sind die Eier stark herangewachsen, so haben sie keine regelmäßige Form. Sie wölben die Ovarialwand in einzelnen Aussackungen nach außen vor, da sie an bestimmten dazwischenliegenden Stellen durch Muskelstränge eingeschnürt werden (Fig. 10, *m*). Der Eikern ist dicht von Dotter umgeben und hat keinen Plasmahof um sich. Mit der abnehmenden Größe der Nährzellen werden auch deren Kerne kleiner und schwächer färbbar; das Chromatinnetz wird blasser und ist häufig unregelmäßig zusammengeballt; der Nucleolus zerfällt früher oder später. Fig. 10 stellt ein Ovarium mit ziemlich ausgewachsenen Eiern dar. Der Kern

der Eizelle befindet sich im Stadium des beginnenden Nucleolarzerfalls. Die »abortiven Eizellen« (Nährzellen) sind schon fast gänzlich aufgebraucht. Ihre blassen Reste sind nach oben gepreßt und in den Ecken zwischen ihren bevorzugten Schwesterzellen und den Keimzellen der nächsten Serie zu sehen (nz). Ihnen benachbart fallen im Plasma der Eizelle zwei Stellen durch ihr differentes Aussehen auf (Fig. 10, rs). Hier ist das Plasma frei von den großen Reservestoffkugeln. Es zeigt ein feines netzartiges Gefüge und enthält einige mit Hämatoxylin sehr dunkel, fast schwarz gefärbte Schollen von unregelmäßiger Begrenzung. Das differente Aussehen dieser Protoplasmapartien und ihre Lage zunächst den Nährzellen läßt schließen, daß hier die Hauptresorption geleistet wird und hier eine chemische Umwandlung der von den Nährzellen übernommenen Substanz stattfindet. Die dunkeln Schollen müssen wohl irgend ein intermediäres Produkt in diesem Stoffumsatz sein, das vielleicht erst bei der Fixierung in dieser Form ausgefällt wurde. Aufgenommene morphotische Bestandteile sind es jedenfalls nicht, da ein direkter Zusammenhang zwischen den Nährzellen und Eizellen nicht besteht. Im weiteren Verlauf der Entwicklung verschwinden die Resorptionsstellen allmählich und mit ihnen diese dunkeln Substanzanhäufungen. Die Nährzellen schrumpfen noch immer mehr zusammen und liegen in noch späteren Stadien dicht eingepreßt zwischen Ei und Wand oder den Keimzellen. Manchmal scheint der eine oder andre der blassen Körper ganz in die äußerste Schicht des Eiplasmas eingedrückt.

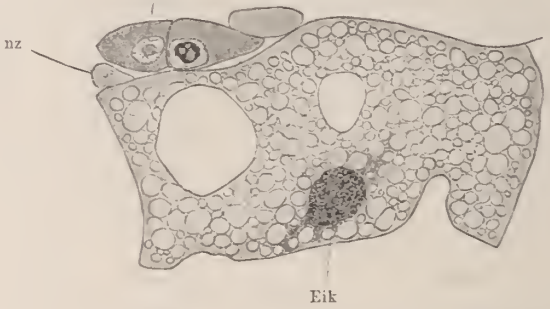
Zwischen diesen Vorgängen der Dotterspeicherung im Plasma unter Aufnahme von Material aus den Nährzellen und den Veränderungen am Kern bestehen augenscheinlich bestimmte Relationen. Das Aussehen des Kernes zurzeit des Höhepunktes des Eiwachstums und der stärksten Ausbildung der Resorptionsflecke im Plasma ist immer ein ganz genau bestimmtes: seine Größe ist maximal, der Nucleolus hat zu wachsen aufgehört und ist im Beginn des Zerfalls, die Chromosomen sind als feine, schwach färbbare Fäden von beträchtlicher Länge im Kernraum verteilt (Fig. 29, 30).

Schon das regelmäßige zeitliche Zusammenfallen gewisser typischer Kernveränderungen mit gewissen Prozessen im übrigen Zellkörper spricht dafür, daß sich diese im Zusammenhang mit jenen abspielen; viele Beobachtungen an andern Objekten ergeben ähnliche Parallelen. So werden wir später auf die Frage einzugehen haben, wieviele von den Vorgängen am Eikern zwischen der letzten Oogonienteilung und der Einstellung der definitiven Chromosomen zur Reifungsspindel

auf Rechnung der vegetativen Leistung des Eikerns zu setzen und daher nicht als typisch »generative« Symptome anzusehen sind.

Folgen wir nun den Veränderungen des Eikerns noch weiter. Nach der völligen Auflösung des Nucleolus ist bald von einer Anordnung der Nucleolarschollen im Anschluß an gewisse Stränge nichts mehr zu sehen (Fig. 33). Mit zunehmender Verkleinerung des Kernvolumens wird die Granulation immer dichter (Fig. 34, 35). Die Struktur des ganzen Kernes ist nun gleichartig, an der Peripherie und in der Mitte nicht verschieden. In Fig. 34 ist ein Schnitt wiedergegeben aus einem Kern, der in einer Serie von 5 μ-Schnitten viermal getroffen war. Die Abbildung stellt also eine 5 μ dicke Scheibe aus der Kernmitte dar. Die Kernmembran ist als scharfe Grenze

Textabb. 1.



gegen das umgebende Plasma wahrzunehmen. Bisher lag der Eikern ziemlich tief im Dotter. Nun wird er meist näher an der Oberfläche gefunden, und zwar stets auf der Seite des Eis, die von den Nährzellen und den Keimzellen der nächsten Serie weggewandt, also im Ovarium nach innen und ventral gekehrt ist. In dem in Textabb. 1 und Fig. 34 wiedergegebenen Ei befindet sich der Kern offenbar auf der Wanderung nach der Peripherie; denn von seiner Lage nach außen führen dunkel granulierte Plasmastreifen, die ihm gleichsam vorausgehen, und eine dunkle Spur dichten Protoplasmas geht von ihm nach innen und markiert wohl den Weg, den er zurückgelegt hat. Auch in seiner Gestalt spricht sich seine Ortsveränderung aus. Er ist nicht mehr wie vorher kugelig, sondern in die Länge gezogen, und an seinem nach außen gekehrten Ende ragt ein kleiner Zipfel vor, als sei der Kern im Begriff gewesen, sich durch die Dottermassen hindurchzudrängen. Die Volumverkleinerung des Kernes geht nun noch weiter. Seine ganze Masse sieht dicht granuliert aus. Man

kann von Chromosomen nichts Bestimmtes sehen. Manchmal glaubt man, einzelne Fäden in der stark gefärbten Masse wahrzunehmen, doch ist weder ihre Zahl noch ihr Verlauf mit Sicherheit festzustellen. Mit einem Male jedoch werden an einer Stelle nahe der Kernwand deutlich stark verkürzte Chromatinfäden sichtbar (Fig. 36). Alsbald umgeben sie sich mit einem helleren Hof aus feinkörnigem Material, der sie von den dunkeln Nucleolarschollen trennt. Mit dem Wiederhervortreten der Chromosomen in dem durch seine kompakte Ausfüllung mit Nucleolarschollen so eigenartig aussehenden Kern ist die Eizelle in die Reifungsphase eingetreten.

3. Die Reifung der Eier.

Fig. 37 stellt einen Teil eines Kernes dar, in dem eben die Chromosomen hervorgetreten sind. Sie liegen in der Masse der Nucleolarschollen peripher, nahe der Kernwand, die noch erhalten ist. Ihre Zahl ist auf 7—10 anzugeben; sie sind dicht zusammengedrängt. In den folgenden Stadien zählt man meist genau acht Chromosomen; selten wird die Zahl nicht ganz erreicht, da die Kernfigur angeschnitten ist, oder man kann zweifelhaft sein, ob nicht das eine oder andre sich in zwei auflösen ließe. Also stimmt offenbar die Zahl der Chromosomen mit der in den oogonialen Mitosen gefundenen (auch Mittelwert = 8) überein, und es kann somit in der Zwischenzeit keine Syndese, die zu einer Pseudoreduktion auf eine halbe Zahl führen müßte, stattgefunden haben.

Als weiteres Entwicklungsstadium sieht man in der Nucleolargranula des Kernes an der Stelle, wo die Chromosomen liegen, eine Spindel sich bilden (Textabb. 2, Fig. 38, 39). Fig. 39 zeigt deutlich, daß die Spindel im Kern selbst entsteht. Die Fasern laufen nicht nach Punkten an den Polen zusammen. Die Spindel hat die gedrungene Tonnenform, die so vielfach für Richtungsspindeln beschrieben wurde. Da, wo sie liegt, ist die Kernmembran schon aufgelöst; auch an andern Stellen des Kernumfangs ist sie im Verschwinden. Die Chromosomen sind nun deutlich voneinander zu unterscheiden, sie liegen locker im Bereich der Spindel. Sie sind ziemlich kurz, leicht gekrümmt, und fast an allen ist deutlich ein Längsspalt zu sehen. Ob auch schon in Stadien, wie Fig. 37, die Spaltung durchgeführt ist, kann ich bei der dichten Lagerung der immerhin recht kleinen Schleifen nicht sagen. Nach Woltereck (1898) treten auch bei *Cypris* »Doppelschleifen« in die Reifungsteilung des parthenogenetischen Eies ein. Hat sich die Spindel herausgebildet, so verschwindet die Kernmembran

meist rasch völlig, und die mit Hämatoxylin dunkel blau-schwarz tingierte Nucleolarmasse vermischt sich mit dem umgebenden Protoplasma. Fig. 40 stellt ein solches Stadium dar. Die Spindel ist vom Restkörper des Kernes weggerückt nach der Eioberfläche. Sie wird in den folgenden Stadien meist nahe an der Peripherie gefunden (Textabb. 3). Eine so konstante Einstellung dicht unter der Eioberfläche, wie bei vielen andern Objekten, so auch bei *Artemia salina*, zeigt sich bei *Daphnia* nicht. Es mag das wohl damit zusammenhängen, daß eine selbständige Richtungszelle, die als eigentliche Knospe sich vom Ei

Textabb. 2.

Textabb. 3.

abschnürt, nicht mehr gebildet wird. Doch ist auch hier in den vorgerückteren Stadien der Spindelausbildung die Einstellung der Spindelachse meist mehr angenähert an die Senkrechte zur Eioberfläche, während vorher ganz verschiedene Lagen zu finden sind. Selten jedoch nur traf ich Kern und Spindel in solchen Stadien noch recht weit innen im Dotter liegend. Da ich dies bei den späteren Stadien in diesem Maße überhaupt nicht fand, so glaube ich, daß auch in solchen Fällen im weiteren Verlaufe der Entwicklung noch ein Hinausrücken stattfindet.

Während in Fig. 39 die Chromosomen noch ziemlich ungeordnet in der Spindelfigur liegen, haben sie sich in den von einem Pole ge-

sehenen Spindeln, welche die Figg. 41 und 42 wiedergeben, schon mehr in eine Ebene angeordnet. Sie sind leicht gekrümmt und, besonders in dem zweiten Falle, deutlich aus zwei Längshälften zusammengesetzt. Einige der Chromosomen in Fig. 42 haben ein etwas an »Vierergruppen« erinnerndes Aussehen (auch einige in der Spindel der Fig. 39); doch glaube ich die gekrümmten, an den Enden etwas verdickt erscheinenden Stäbchen nach ihrer Herkunft und ihrem weiteren Schicksal nicht als »Tetraden« bezeichnen zu dürfen. Jede der Längshälften in dem gespaltenen Chromosom erscheint als kontinuierliches chromatisches Element. Die folgenden Figuren zeigen die nun eintretenden Veränderungen der Chromosomen. Schon in Fig. 42 sind die Doppelstäbchen etwas kürzer, und die Enden der beiden Hälften scheinen sich etwas gegeneinander zu biegen. Fig. 43 zeigt in Äquatorialeinstellung die Chromosomen noch weiter verkürzt und offenbar in jedem Doppelchromosom die Enden der Hälften innig aneinandergelegt, so daß etwas ovale »Ringfiguren« zustande kommen. Die Ringe stellen sich offenbar im Äquator so ein, daß die eine Hälfte nach dem oberen, die andre nach dem unteren Pole der Spindel zu liegen kommt.

Die Kontraktion der Chromosomen dauert noch weiter, und es kommen kleinere Ringe zustande (Fig. 44). In weiteren Stadien erscheinen die Chromosomen äußerlich völlig kompakt und kugelförmig (Fig. 45, 46). In den Spindelfasern zeigt sich in vielen Präparaten nun eine bestimmte Differenzierung, indem sich dünne Faserbündel deutlich hervorheben, welche von je einem Chromosom nach den Polen ziehen (Fig. 46). Man wird sie als »Zugfasern« aufzufassen haben. Über die Anordnung von Fig. 47 in der Entwicklungsreihe kann man zweifelhaft sein. Man kann an sich noch verkürzende Ringe denken (cf. Fig. 44) oder an den Beginn der Metakinese mit einer eben beginnenden Trennung der zu den Polen wandernden Hälften der Chromosomen. Ich habe das letztere angenommen, besonders wegen der deutlichen Ausbildung der Zugfasern und der sehr regelmäßig äquatorialen Anordnung der Chromosomen.

In Fig. 48 ist die Metakinese schon ziemlich weit fortgeschritten. Man zählt etwa 16 getrennte Chromosomen, die den Polen schon in verschiedenem Maße nahegerückt sind. Manchmal kann man noch zwei Chromosomen durch ein achromatisches Bändchen miteinander verbunden sehen und sie so als Tochterchromosomen gemeinsamer Herkunft erkennen. Die einzelnen Chromosomen sind nun bedeutend kleiner als die ungeteilten der Äquatorialplatte im Zustande der

stärksten Kontraktion (cf. Fig. 46). Fig. 50 zeigt die beiden Gruppen von Tochterchromosomen schon weiter auseinandergerückt in einem späteren Stadium der Metakinese. In Fig. 49 ist eine Spindel wiedergegeben, die sich schon in der Metakinese befindet und doch noch in engem Verband mit dem Restkörper nicht weit von der Oberfläche des Eies liegt. Sie ist größer als die in andern Eiern mehr peripher liegenden Spindeln gleichen Stadiums und enthält 15—17 Tochterchromosomen. Unter den vielen untersuchten Eiern mit Richtungsspindeln fand ich einige Male dieses Verhalten. Es beruht offenbar darauf, daß der Kern als Ganzes mit seiner mächtigen Nucleolarschollenmasse ausnehmend lang erhalten blieb. Die Zeit des völligen Verschwindens des Restkörpers ist überhaupt sehr verschieden bei den einzelnen Eiern. In dem Ei mit dem offenbar frühen Spindelstadium der Fig. 41 war schon nichts Bestimmtes mehr von ihm wahrzunehmen, während ich bei einem andern sogar noch, als sich das Ei zur Furchung anschickte, Überbleibsel von ihm fand.

Die sich ausbildenden Eier in einem Ovarium und später in einem Brutraum sind stets auf derselben Stufe der Entwicklung. Nur in der Reifungsphase wird der Synchronismus nicht so streng eingehalten, und man findet manchmal in den Eiern eines Ovariums Spindeln in etwas voneinander verschiedenen Stadien. Das beruht darauf, daß die Veränderungen der Reifungsperiode sehr rasch vor sich gehen und nicht bei allen Eiern desselben Individuums im selben Augenblick einsetzen, während die andern Stadien meist länger andauern und so eine gute Zeitstrecke in den verschiedenen Eizellen parallel laufen. In kurzer Zeit wandert offenbar auch der innere Chromosomenkomplex nach vollendeter Anaphase von der Peripherie des Eies weg nach dem Einnern.

Fig. 51 stellt einen Teil eines Eies kurz vor der Ablage in den Brutraum dar (andre Eier desselben Tieres waren schon in den Brutraum übergetreten). Im Innern sieht man einen großen Fleck dotterfreien Plasmas, in dessen Mitte eine Gruppe von Chromosomen liegt, offenbar der Eikern (parthenogenetische Vorkern). Um ihn hat sich eine Strahlung ausgebildet, die sich als starke Plasmastrahlung weithin durch den Dotter fortsetzt, an manchen Stellen sogar die Eiperipherie erreichend. Im peripheren Plasmabelag des Eies liegt auch ein Chromosomenkomplex, jedenfalls der Richtungskern. Der Zustand der Kerne selbst stimmt bei dem peripheren und dem centralen in diesen Stadien fast vollständig überein (Fig. 52a und b). Beide stellen Gruppen von Einzelchromosomen dar, deren Zahl beim peripheren auf

8—10, beim centralen ziemlich genau auf 8 anzugeben ist. Sie liegen in einem Fleck fein granulierten Plasmas, das sich mehr rötlich gefärbt hat als die Umgebung und dadurch an die achromatische Spindelfigur erinnert; vielleicht ist es auch als Rest der Spindelmasse aufzufassen. Etwa in diesem Stadium treten die Eier aus dem Ovarium in den Brutraum.

Dort findet man die Lagerung der beiden Kerne noch ganz gleich (Fig. 53). Doch haben sich beide umgewandelt. Aus den einzelnen Chromosomen sind kleine Bläschen geworden, die nun dicht zusammengelagert je eine Gruppe bilden, peripher und in der Tiefe des Plasmas.

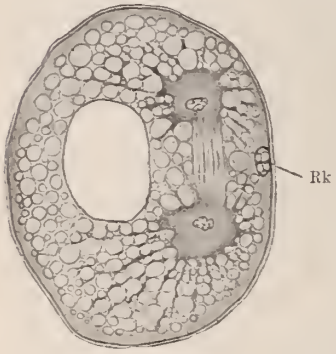
IV. Die ersten embryonalen Teilungsfolgen.

Bald nachdem die Eier in den Brutraum abgelegt sind, treten sie in die Furchung ein, und zwar findet man auch jetzt die Eier fast ausnahmslos auf denselben Stadien der Entwicklung. Auch die Teilungsschritte werden zu derselben Zeit ausgeführt, höchstens eine kleine Phasendifferenz besteht, indem man vielleicht in dem einen Ei die Spindel in Metakinese, im andern noch in der Äquatorialplatte findet. Als erste Vorbereitung zur Teilung des Eikernes erscheint die Ausbildung eines deutlicheren Strahlungscentrums in der nächsten Nachbarschaft des Kernes (Fig. 54). Über die Herkunft dieser Stelle im Protoplasma, nach der nun die Strahlen zusammenlaufen, kann ich nichts sagen. Sie erscheint als eine unscharf umschriebene Region feingranulierten Plasmas, um welche das umgebende Netz- oder Wabenwerk radiärstrahlig geordnet ist. In diesem »Centroplasma« ist ein Centriol nicht nachzuweisen. Ob ein solches überhaupt nicht vorhanden ist oder durch Kleinheit und schwere Färbbarkeit sich uns entzieht, ist schwer zu entscheiden. Jedenfalls haben die nämlichen Färbeverfahren, welche in den Zellen der späteren Stadien, den somatischen Zellen, Urkeimzellen und Oogonien, die Centriolen deutlich zeigten, hier einen distinkten Centralkörper nicht zur Anschauung bringen können. Durch die ganze Zeit der Furchung bleibt das Aussehen des Strahlungscentrums gleich. Sein Verhalten bei der Mitose entspricht dem sonst in Furchungsprozessen beobachteten. Das Centroplasma teilt sich, ebenso die Strahlung, und zwischen den Tochtersphären tritt eine Spindel auf (Fig. 56), in welche dann die Chromosomen des jetzt noch intakt danebenliegenden Kernes einrücken.

Die ersten Furchungsspindeln sind sehr groß, und ihre Strahlung beherrscht fast die ganze Dottermasse des Eies (Textabb. 4 und Fig. 55).

Zwischen den Tochterkernen bleiben noch lange die Spindelfasern ausgespannt. Sie verdicken sich in der Mitte, und eine starke Mittelplatte wird sichtbar (Fig. 55). Mit der zunehmenden Zahl der Kerne werden die Spindeln kleiner; im übrigen bleibt ihr Charakter gleich. Im einzelnen gehe ich auf die Mitosen der Furchungsperiode bei *Daphnia* nicht ein. Die dotterarmen, durchsichtigen Eier von *Polyphemus* ermöglichen es, den allgemeinen Verlauf der ersten Kernteilungen am lebenden Objekt zu verfolgen und die einzelnen Stadien nach Wunsch zu fixieren. So werde ich dort noch einige Einzelheiten beschreiben. Was mir an weniger vollständigem Material von *Daphnia* in diesen Stadien vorliegt, zeigt, daß zwischen den beiden Cladoceerenformen in diesem Punkte offenbar völlige Übereinstimmung herrscht.

Textabb. 4.



Nur über die Konstitution der Furchungskerne zwischen den einzelnen Teilungen sei noch einiges bemerkt. Wie schon erwähnt, wandeln sich die Chromosomen des Eikernes nach der Reifung in Karyomeren um. Diese Umwandlung der Chromosomen zum Übergang in das Stadium der Kernruhe in bläschenförmige Gebilde (Karyomeren, Idiomeren) ist nun schon häufig und bei sehr verschiedenen Tiergruppen gefunden worden. Besonders in den Furchungsteilungen scheint diese Erscheinung ziemlich allgemein verbreitet zu sein. Kurz nach ihrer Bildung aus den Chromosomen sind die Bläschen sehr klein und hell. Das schwach färbbare Chromatin ist in ihrem Innern locker verteilt (Fig. 53—57), anscheinend aufgelagert auf die Bläschenwand oder ein achromatisches Gerüst. Später kommt ein zuerst sehr kleines, allmählich wachsendes Kernkörperchen in jedem Karyomer zur Ausbildung (Fig. 54 und 57). Sowohl die vom Chromatin abweichende Tinktion mit verschiedenen Farbstoffen als die ganze Art des Auftretens zeigen, daß wir es mit richtigen Nucleolen, Spezialnucleolen der Karyomeren, zu tun haben. Die Zahl der Karyomeren und der Spezialnucleolen ist stets 7—9; in vielen Fällen habe ich gerade 8 gezählt. Auch beim Übergang zu einer neuen Teilung treten an dem Kern die undeutlich gewordenen Teilbläschen wieder schärfer hervor (Fig. 56).

Dem Richtungskern fällt offenbar eine weitere Aufgabe nicht zu.

Durch eine Reihe von Teilungsfolgen bleibt er noch erhalten. Dann wird er allmählich undeutlich, und wenn 16—32 Kerne vorhanden waren, konnte ich meist nichts mehr von ihm auffinden. Er wird offenbar vom Plasma resorbiert. Der Regel nach findet jedenfalls eine mitotische Teilung des Richtungskörpers vorher nicht statt. Dies stimmt mit den Angaben von Petrunkewitsch (1902) für *Artemia* überein, wonach auch dort der Richtungskörper ohne vorhergehende Teilung verloren geht. Nach Woltereck (1898) führt bei *Cypris* meist eine amitotische Teilung des Richtungskernes im parthenogenetischen Ei zur Bildung von zwei sekundären Richtungskörperchen.

In Textabb. 5 ist ein Schnitt durch ein Embryonalstadium wiedergegeben, in dem die superficielle Furchung schon zur Bildung einer dem Dotter aufliegenden Schicht von Kernen mit einzelnen Plasmabezirken geführt hat. Die Kerne sind viel kleiner als die ersten Furchungskerne, zeigen jedoch noch immer telophasisch Caryomeren. Die weiteren Teilungen führen zu einem Blastoderm aus abgegrenzten Zellen, in denen die Mitosen dann den Charakter zeigen, der später in den somatischen Zellen zu finden ist. An den Polen der Spindel treten nun Centriolen hervor, die, wie schon gesagt, in den früheren Stadien sich nicht darstellen ließen. Eine Zelle oder Zellgruppe, die sich als prädisponiert zur Bildung der Sexualorgane ansehen ließe, tritt vor der Gastrulation nicht auf.

Textabb. 5.

Polyphemus pediculus.

I. Die Chromosomen in den somatischen Zellen.

Die Figg. 58—61 stellen eine Reihe von Zellteilungsstadien aus dem Ektoderm noch ziemlich junger Embryonen von *Polyphemus* dar. Die einzelnen Embryonalzellen sind auf Stadien kurz nach der Gastrulation und während der Anlage der ersten Extremitätenpaare recht groß und dadurch die Mitosen auch viel deutlicher als bei gleich alten Embryonen von *Daphnia*. Die Spindeln besitzen deutliche Centriolen, die in einem unscharf abgegrenzten Centroplasma liegen. Die Polstrahlung ist sehr deutlich. In Fig. 58 liegen die Chromosomen im Äquator

der Spindel. Es sind wenige kurze Stäbchen (sieben bis zehn), anscheinend dieselbe Zahl wie bei *Daphnia*, wahrscheinlich acht. Diese Ziffer läßt sich auch in der Polansicht eines ähnlichen Stadiums zählen (Fig. 59). In der Folge verdoppeln sich die Chromosomen in der Äquatorialplatte (Fig. 60) und rücken auseinander. Ein solches Stadium der Anaphase stellt Fig. 61 dar, mit je sieben bis neun Tochterchromosomen.

II. Die Urkeimzellen in der Embryogenese.

Auch bei *Polyphemus* tritt die erste Anlage des Ovariums schon recht früh auf. Aus dem Mesoderm, das dorsal über dem noch soliden Entodermstrang liegt, sondern sich, ganz ähnlich wie bei *Moina* nach Samassa (1893), zwei lateral gelegene Gruppen von wenigen Zellen, die sich durch ihre Größe und differente Tinktion ihres Plasmas mit Farbstoffen auszeichnen. Bei Embryonen, an denen die drei »Naupliusextremitäten« angelegt sind, kann man die deutlich umschriebene Zellgruppe auch schon am lebenden Embryo im Brutraum der Mutter durchschimmern sehen. Auf Schnitten zeigen sich diese Urkeimzellen durchaus denen bei *Daphnia* ähnlich. In den Kernen liegen die Chromosomen locker, und ein großer, stark färbbarer Nucleolus ist vorhanden. Die Zellenzahl der Organanlage bleibt lange gering, daher sind Mitosen nicht häufig. Die Spindeln sind recht klein und den somatischen durchaus ähnlich. Weder im Ruhezustand noch in der Teilung bietet das Verhalten der Ureizellen bei *Polyphemus* etwas Neues gegen die für *Daphnia* gegebenen Bilder.

III. Die Ausbildung der Keimzellen im reifen Ovarium.

Die postembryonale Entwicklung des Ovariums hat Weismann (1876) im allgemeinen schon beschrieben. Beim Austritt des jungen Weibchens aus dem Brutraum ist das Ovarium noch ein ziemlich kurzer, gedrungener Zellkomplex. Wird das Weibchen größer, so wird der hintere Teil der Keimzellenmasse zum Keimlager des jetzt in die Länge wachsenden Organs, das nun halbmondförmig sich nach vorn oben krümmt. Am Hinterende setzt sich der, besonders zur Zeit der Wintereibildung sehr stark entwickelte Oviduct an. Am vorderen oberen Ende des Ovariums liegen die Zellen, die bestimmt sind, zuerst heranzureifen. Sie nehmen an Umfang stark zu, und zwar in jedem Ovarium gleichzeitig vier bis 16, selten mehr. Der Teil des Ovariums, in dem die wachsenden Keimzellen liegen, ist nun

nach oben in einem fast rechten Winkel abgebogen (Fig. 62), während das Keimlager ziemlich gerade neben dem Darm nach hinten zieht.

Polyphemus ist eine sehr kleine Cladocerenform. Das äußert sich auch in den Proportionen des ganzen Ovariums und seiner einzelnen Zellen. Das Ovarium von *Polyphemus* in Fig. 52 und der Endabschnitt des Keimstocks von *Daphnia* in Fig. 9 und 10 sind bei derselben Vergrößerung gezeichnet.

1. Die Oogonien.

Im Keimlager (Fig. 63) finden sich am Ende kleine Kerne mit lockeren Chromatinfäden und kleinen Kernkörperchen, offenbar die Oogonien. Sie bilden keine sehr umfangreiche Lage von Zellen im Polyphemusovarium, sondern nur eine relativ kleine Gruppe. Zwischen ihnen und von ihnen nach vorn zu in der angrenzenden Zone findet man ab und zu Kernteilungen. Die Spindeln sind äußerst klein. In Fig. 64 ist eine Ansicht eines frühen Teilungstadiums wiedergegeben. Die Chromosomenzahl ist offenbar dieselbe wie in somatischen Mitosen 7—9 (8).

2. Die Wachstums- und Differenzierungsphase der Oocyten.

Auf die Oogonien im Endabschnitt folgen die allmählich größer werdenden Kerne der Oocyten. Ihre Nucleolen sind groß und stark färbbar, wie bei *Daphnia*. Die Chromatinfäden liegen meist locker im Kernraum, häufig näher der Wand, manchmal auch dichter um den Nucleolus. Eine regelmäßige Zusammendrängung um diesen findet aber bei *Polyphemus* in diesen Stadien sicher nicht statt. Auch dies spricht dafür, daß jenen Zuständen des Oocytenkernes bei *Daphnia*, wo sich das Chromatin in der Nachbarschaft des Nucleolus zusammengedrängt fand, eine prinzipielle Bedeutung nicht zukommt. In der weiteren Entwicklung der Keimzellen kann man auch wie bei *Daphnia* zwei Abschnitte unterscheiden: einen ersten, in dem alle Keimzellen gleichmäßig wachsen, und einen zweiten, in welchem sich aus den Gruppen von je vier Zellen eine heraushebt, die sich zur definitiven Eizelle entwickelt, während die andern als Nährzellen fungieren. Aber diese beiden Unterphasen der Wachstumsperiode setzen sich nicht so deutlich gegeneinander ab wie bei *Daphnia* und den verwandten Daphniden mit stark dotterhaltigen Eiern.

Bei *Polyphemus* werden Reservestoffe in Gestalt von Ölkugeln und großen Dotterballen überhaupt nicht gespeichert; auch in späteren

Wachstumsstadien unterscheidet sich die Struktur des Protoplasmas der Eizellen von dem der Nährzellen äußerlich nicht. Das gemeinsame Wachstum aller Keimzellen dauert bei *Polyphemus* sehr lange, und alle vier Zellen der Gruppe erreichen im Verhältnis zu der definitiven Größe des Eies einen recht bedeutenden Umfang. So glaubte P. E. Müller (1868—69) auch noch, daß im Gegensatz zu zahlreichen andern Cladoceren die kleinen durchsichtigen Eier der Polyphemiden aus je einer Keimzelle hervorgingen. 1876 zeigte jedoch Weismann, daß auch hier Keimgruppen gebildet werden, in denen drei abortive Zellen zugunsten einer vierten aufgebraucht werden.

Welche Zelle einer Gruppe von vier Keimzellen hier zur Eizelle wird, läßt sich nicht sagen, da die Keimzellen nicht in einer Reihe vorrücken, sondern mehrreihig nebeneinander (Fig. 62), wobei sich auch zunächst die Gruppen nicht deutlich voneinander abheben. In Fig. 67 sind vier Zellen dargestellt, welche am oberen Ende eines Ovariums mit acht großen Keimzellen liegen und offenbar eine Gruppe bilden. Ihrer Größe nach waren sie beim Fixieren kurz vor dem Einsetzen der Differenzierung. Diese Gruppe entspricht also der Situation der Keimzellen nach der in Fig. 24 abgebildeten Keimgruppe von *Daphnia*. Doch läßt sich hier noch nicht sagen, welche der vier Zellen nun die definitive Ausbildung erfahren wird. Fig. 68 und 69 zeigen in derselben Vergrößerung die Volumabnahme der Nährzellen und das überwiegende Wachstum der Eizelle. Die Resorption geht ziemlich rasch, wie die Beobachtung am lebenden Tier zeigt. Im Plasma der Eizelle werden nun jedenfalls auch Reservestoffe gespeichert, offenbar in fein verteilter Form, innig vermischt mit dem Plasma, so daß »Deutoplasma« und Protoplasma sich nicht scharf morphologisch unterscheiden lassen. In Fig. 69 ist der Resorptionsprozeß schon fast zu Ende gekommen. Das Plasma der Nährzellen, von denen nur eine im Schnitt getroffen ist, ist zu einem dünnen Belag um den degenerierten Kern zusammengeschrumpft. In diesem ist der Nucleolus zerfallen und meist auch das Chromatin zu einer granulösen Masse zusammengeschrumpft.

Wenden wir uns nun zu den Kernveränderungen in der Eizelle während der Wachstumsperiode. Wie bei *Daphnia* findet sich im heranwachsenden Oocytenkern ein Gemenge aus dünnen gekörnten Fäden. Von einem gewissem Stadium an treten auch bei *Polyphemus* Doppelfäden auf (Fig. 65, 66). Die beiden nebeneinander laufenden Fäden liegen stellenweise so eng zusammen, daß man sie

nicht trennen kann und ihre Mikrosomen einheitlich erscheinen, etwas davon entfernt scheinen sie sich zu verdoppeln, und zwei Mikrosomenreihen ziehen eng nebeneinander. In den weiteren Stadien des Kernwachstums nimmt ihre Färbbarkeit sehr ab (Fig. 68).

Der Nucleolus, welcher in der ersten Zeit kompakt war, hat unterdessen ein vacuolisiertes Aussehen bekommen. Zu einer Zeit, da die Resorption der Nährzellen schon ziemlich weit gediehen ist, zerfällt er. In Fig. 68 nimmt sein körniger Rest den meisten Raum im Kern ein. An der Peripherie sind manchmal einzelne Partien der schwach gefärbten Fäden zu sehen, während im Innern alles von den Schollen überdeckt wird. In diesem Zustand rückt der Kern an die Oberfläche des Eies, und zwar, soweit ich beobachtet habe, immer an die von den Nährzellen abgelegene Seite. Es würde darnach bei *Daphnia* und *Polyphemus* durch die Ernährungsverhältnisse im Ovarium schon die spätere Polarität des Eies beeinflußt, da durch die Lage des Richtungskörpers im allgemeinen der animale Eipol bezeichnet wird.

III. Die Reifung der Eier.

In Fig. 69 ist schon die Spindel ausgebildet. Ihre Differenzierung aus dem Kern habe ich bei *Polyphemus* nicht beobachten können. In ihrer Umgebung liegen meist dunkle Einschlüsse im Plasma, wahrscheinlich Reste der Nucleolarmasse. Die Spindel liegt immer nahe der Eioberfläche und senkrecht zu ihr (Fig. 69, 71, 72). Sie ist an den Enden abgestumpft, ungefähr tonnenförmig. Von Centriolen oder Strahlung ist an den Polen nichts zu sehen.

In der Spindel liegen acht (8—10) Chromatinstäbchen. In Fig. 71 ordnen sie sich eben zur Äquatorialplatte. An den meisten ist ein Längsspalt zu sehen. In Fig. 72 ist ein vorgeschrittenes Stadium der Metakinese wiedergegeben, mit 15—17 Chromosomen in zwei den Polen genäherten Gruppen. Die Teilchromosomen sind klein und fast kugelig.

Im Stadium der Richtungsspindel treten die Eier in den Brutraum über. Dort trennen sich die beiden Chromosomengruppen offenbar sehr rasch. Es gelang mir nicht, ein Individuum zu fixieren, in dessen Eiern eben erst die Metakinese abgelaufen war. Stets lag schon dicht unter der nun schon gebildeten Eihülle (Dotterhaut) in einem feingranulierten, ziemlich scharf umschriebenen, rötlich gefärbten Fleck Plasmas eine Anzahl von Chromosomen, offenbar die periphere Tochtergruppe der Richtungsspindel (Fig. 73). In der Tiefe

des Eiplasmas liegt der Eikern, aus Caryomeren bestehend und von einer Strahlung umgeben. Um den peripheren Kern sieht man körniges, meist etwas dunkleres Plasma angehäuft, das sich später mit ihm etwas mehr vom Ooplasma abhebt (Fig. 70).

Zur Zeit der Richtungsspindel war von einer Strahlung in dem Ei nichts zu sehen. Woher nun die den Eikern noch ziemlich undeutlich umgebende Strahlung kommt, kann ich nicht angeben. Nach Petrunkewitsch (1902) löst sich beim parthenogenetischen Ei von *Artemia* »das Centrosom vom Keimbläschen los und beginnt eine Wanderung ins Eiinnere« (S. 262), während das Keimbläschen sich in die Richtungsspindel umwandelt. Im Centrum des Eies bleibt das Centrosom liegen, bis der Eikern nach Abschnürung des Richtungskörpers auch in die Eimitte wandert. Dann teilt es sich und »die Tochtercentrosome stellen sich an die Pole der ersten Furchungsspindel«. Ich kann für die beiden von mir untersuchten Fälle nichts Positives über diesen Punkt aussagen. Eine Strahlung erhielt ich in meinen Präparaten von *Daphnia* und *Polyphemus* nicht eher, als der Furchungskern nach der Reifungsteilung seine Lage im Eiinnern einnimmt. Das beweist noch nicht, daß ein »Cytocentrum« vorher nicht vorhanden war. Eine speziell darauf gerichtete Untersuchung an reichlichem Material dieser Stadien, das mir aber erst der nächste Sommer liefern kann, wird vielleicht gerade bei den dotterarmen und kleinen Eiern von *Polyphemus* ermöglichen, über das Auftreten des Teilungsapparates in diesen parthenogenetischen Eiern genaueres zu sagen.

IV. Die ersten Furchungsteilungen.

Zuerst ist der Eikern aus blassen Caryomeren zusammengesetzt (Fig. 73). Dann kommen in den einzelnen Teilbläschen Specialnucleolen zur Ausbildung. Hierauf werden die Grenzen der Caryomeren undeutlich, und sie verschmelzen zu einem einheitlichen Kern. Dieser enthält zuerst die zahlreichen kleinen Nucleolen; aber allmählich wird ihre Zahl geringer, und man trifft Eikerne mit 2—3, manchmal verschieden großen Nucleolen. Dasselbe wiederholt sich in den Furchungskernen nach einem Teilungsschritt (vgl. dafür die Kernzustände in Fig. 73, 77, 76, 78). Ob nach der Vereinigung der Caryomeren die Specialnucleolen zusammenfließen, oder ob nur einzelne weiter wachsen und die andern schwinden, ließ sich nicht entscheiden.

Die Furchung setzt rasch nach Ablauf der Reifung ein. Die erste Furchungsspindel ist sehr groß. Sie nimmt über die Hälfte des

ganzen Eidurchmessers ein (Fig. 70). An den Spindelpolen liegen helle Plasmaflecke, die sich mehr rötlich gefärbt haben (mit Hämatoxylin-Eosin) und feiner granuliert sind als die Umgebung. Um dieses »Centroplasma« ist eine weit durch den Eikörper laufende Polstrahlung ausgebildet.

Centriolen sind hier so wenig wie bei *Daphnia* nachzuweisen und treten auch in den nächsten Furchungsteilungen nicht hervor, weder während der Mitose, noch wenn die stets deutlich vorhandene Sphäre in den Stadien zwischen den Teilungen neben dem ruhenden Kern liegt (Fig. 78). Einen auf rein technischen Momenten beruhenden Zufall kann ich hier ausschließen; denn im selben Paraffinblock wurde neben dem Tier, aus dem das Ei der Fig. 77 stammt, ein älterer Embryo geschnitten. Die Serie, die beide Schnitte enthält, wurde gefärbt und ergab in den somatischen Zellen des Embryo schöne Centriolen, während ihre Färbung in den sich furchenden Eiern nicht gelang.

Die Furchungsteilungen sind als »heterotypisch« zu bezeichnen, wenn es sich nach der sehr engen Definition Flemmings überhaupt empfiehlt, diesen Ausdruck auf Teilungen außerhalb der Reifungsphase anzuwenden. Sie charakterisieren sich durch das Auftreten von gespaltenen Chromosomen in der Äquatorialplatte, die zunächst noch mit den Enden verbunden bleiben und so, allerdings nur vergleichsweise, Ringe bilden (Fig. 74). Bei fortschreitender Metakinese rücken die Mitten der Chromosomen zuerst auseinander, und die Schleifen werden weit ausgezogen. Schließlich trennen sich die zweischenkligen, V-förmigen Chromosomen, um an die Pole zu rücken (Fig. 75).

Die ersten beiden zueinander senkrechten Teilungsebenen sind meridional, und ihre Spindeln liegen dem Pol etwas näher, den der Richtungskörper einnimmt, dem animalen Pol (Fig. 70). Die ersten beiden Furchen schneiden anfänglich nicht tief ein. Mit fortschreitender Teilung gehen aber die Zellwände durchs ganze Ei, und die Furchung wird eine totale. Der Richtungskörper ist nun einer der Furchungszellen am animalen Pol angelagert. Später wird er in das Plasma der betreffenden Zelle aufgenommen und resorbiert, wie dies Grobben (1879) und Samassa (1893) für *Moina* schon angaben.

Die speziellen morphologischen Verhältnisse der Furchung und der folgenden Embryonalstadien fallen nicht mehr in den Rahmen unsres Problems. Es ist nur noch zu bemerken, daß auch hier das Karyomerenstadium der Kerne sich noch lange erhält (bis 16—32 Zellen).

Ein Centriol läßt sich in den schon wesentlich kleineren Zellen der Blastula mit Sicherheit nachweisen.

Diese Schilderung der in Betracht kommenden Entwicklungsprozesse der Keimzellen, ihrer Vorläufer und Abkömmlinge, zeigt, daß zwischen *Daphnia* und *Polyphemus* in allen wesentlichen Momenten Übereinstimmung herrscht.

Die Verschiedenheiten untergeordneter Art beruhen auf der verschiedenen Ausbildung der Eier in ernährungsphysiologischer Beziehung: auf dem maximalen Dottergehalt der Daphniaeier und der allerdings nur relativen Armut an Dotter im Polyphemusei.

Allgemeiner Teil.

In kurzem Überblick ergeben sich für die parthenogenetischen »Sommergenerationen« der Cladoceren *Daphnia pulex* und *Polyphemus pediculus* folgende gemeinsame Tatsachen:

Als »Normalzahl« der Chromosomen finden wir in den Zellen des Somas, den Ureizellen, den Oogonien, sowie in der Reifungsteilung der Oocyten und den Furchungskernen dieselbe Ziffer chromatischer Einheiten (7—10 in den Prophasen und Äquatorialplatten, 15—18 in der Metakinese; wahrscheinlich 8 und 16). So wird also die »Normalzahl« der Chromosomen durch den ganzen Cyclus von Zellgenerationen hindurch erhalten, der ein reifes Individuum durch die Keimzellen mit dem Nachkommen verbindet.

Die Teilungen der Urkeimzellen in der Embryogenese und die oogonialen Teilungen sind den somatischen Mitosen durchaus ähnlich. Die ruhenden Kerne der Urkeimzellen besitzen einen großen Nucleolus, in den Oogonien treten häufig kleine Nucleolen in Mehrzahl auf.

In der Wachstumsperiode der Oocyten ist stets ein großer Nucleolus vorhanden. Die fadenförmigen Chromosomen sind zuerst mehr um ihn gelagert; dann sind sie vielfach gewunden und sich überkreuzend im Kernraum verteilt. Zu einer gewissen Zeit des Kernwachstums treten Doppelfäden auf. Hat der Kern seine maximale Größe erreicht, so beginnt der vacuolisierte Nucleolus zu zerfallen. Während die Kerngröße abnimmt, erfüllen seine Zerfallschollen den ganzen Kernraum und verdecken das Chromatin vollständig.

Erst in stark verkürztem Zustande werden wieder Chromosomen sichtbar, oberflächlich im Kern liegend. In diesem bildet sich dann die Spindel aus, während die Membran schwindet und der vom Nucleolus stammende Restkörper zerfällt. Die Spindel rückt an die Oberfläche.

Es wird eine Reifungsteilung ausgeführt, welche die einzige bleibt. In ihren Prophasen treten längsgespaltene Chromosomen auf, die sich in der Folge verkürzen, »Ringform« annehmen und, wenn die Einstellung in die Äquatorialplatte vollendet ist, kompakt und kugelig erscheinen. Dann wird die Trennung der Tochterhälften ausgeführt, wobei man zuweilen »heterotypische« Figuren zu sehen bekommt.

Die Form der Richtungsspindel ist tonnenförmig. Centriolen- oder Polstrahlung sind nicht zu finden.

Im Vorkern und Richtungskern werden die Chromosomen schleifenförmig. Sie wandeln sich dann im Eikern in bläschenförmige Karyomeren um (auch im Richtungskern bei *Daphnia*). Der Eikern rückt in die Tiefe und umgibt sich mit einer Strahlung.

Nach der Ablage des Eies in den Brutraum erfolgt die Furchung, deren Mitosen dem »heterotypischen« Modus folgen. Noch bis zur Ausbildung des Blastoderms treten in der Telophase Karyomeren auf, welche zu einem einheitlichen Kern zusammentreten. Die einzelnen Karyomeren bilden ihre Spezialnucleoli, die dann im einheitlichen Kerne durch wenige größere (einen einzigen) ersetzt werden.

Der Richtungskörper geht zugrunde und wird später vom Plasma des gefurchten Eies resorbiert.

Die Kontinuität der Chromosomen.

Es fragt sich nun: entspricht der konstanten »Normalzahl« der Chromosomen eine Kontinuität dieser Elemente?

Für die embryonalen Teilungsfolgen wird eine Kontinuität der Chromosomen der Anaphase und der nächsten Prophase bzw. eines ihnen entsprechenden, nicht eben »chromatischen« Strukturelements durch das Auftreten der Karyomeren nach und vor der Teilung recht sicher garantiert. Zwischen den Teilungen der Urkeimzellen und der Oogonien scheinen sich die fadenförmigen Chromosomen ziemlich intakt als solche zu erhalten. Am kompliziertesten liegt der Fall für die Oocyten. Sind die Chromosomen, die sich zur Richtungsspindel einstellen, identisch mit denen der letzten oogonialen Anaphase? Es ist unmöglich, das Verhalten der Chromatinfäden während der späteren Wachstumsphase zu verfolgen. Ist man nun überhaupt berechtigt, ihre Persistenz während dieses Zeitraums anzunehmen?

Ich glaube, in dem vorliegenden Fall ist kein Grund vorhanden für die Annahme, daß die Chromatinfäden, die aus den anaphasischen Chromosomen entstehen, sich im Kern auflösen, und daß die später zu beobachtenden Chromatinstäbchen Neubildungen darstellen. Die

Chromatinfäden des wachsenden Oocytenkernes fangen an unsichtbar zu werden zu einer Zeit, da sie sicher noch vorhanden sind; sie werden verdeckt durch die Schollen des zerfallenden Nucleolus. Allerdings hat ihre Färbbarkeit schon vorher stark abgenommen. Aber diese Veränderung an der chromatischen Substanz des Kernes steht offenbar in Relation zu der vegetativen Funktion des Kernes. In seinem außerordentlichen Wachstum gibt sich die enge Beziehung des Kernstoffwechsels zum Wachstum der ganzen Eizelle unter lebhafter Deutoplasmabildung zu erkennen. Es ist von Interesse, sich den Umfang der Volumveränderung des Kernes klar zu machen. Die Oogonienkerne und die Kerne der jungen Oocyte haben bei *Daphnia* einen Durchmesser von 4—5 μ, also rund 4,5 μ, während der Kern des wachsenden Eies auf dem Höhepunkt seiner Größenzunahme etwa 45 μ im Durchmesser hat. Diesen linearen Maßen entspricht eine Volumveränderung von $1^3 : 10^3$, also 1 : 1000.

Es ist sicher, daß das Chromatin in einem der kleinen Kerne der Keimphase unter durchaus andern physiologischen Bedingungen steht als in einem etwa tausendmal so großen Kern des Eies in maximaler Assimilationstätigkeit. Schon rein die Größenveränderung der Chromosomen wird auf ihre Färbbarkeit und damit ihre Sichtbarkeit beträchtlichen Einfluß haben. Und auch ihr Wachstum ist bedeutend. Die kurzen Fäden, welche sich nach der Anaphase der letzten Oogonienteilung im jungen Oocytenkern herausbilden, messen etwa 5—6 μ in der Länge, ganz abgesehen davon, daß in der Teilungsfigur selbst sich die Chromosomen bis auf Stäbchen von 1—1,5 μ verkürzen, welche doch auch dieselbe Anzahl von niederen Einheiten, Chromomeren oder Mikromeren, enthalten müssen. Die Länge der Fäden im stark herangewachsenen Kerne läßt sich nur schwer und überhaupt nur schätzungsweise bestimmen. In Kernen, wie sie z. B. in Fig. 27 und 29 abgebildet sind, haben relativ gerade und im Schnitt verlaufende Segmentteile eine Länge von 30—40 μ, womit sicher noch nicht die ganze Länge des gewundenen Fadens erreicht ist. Schon so können wir sagen, daß während des Kernwachstums die Chromosomen sich mindestens um das 5—10 fache verlängern. Was für eine Volumzunahme damit verbunden ist, läßt sich nicht in Zahlen angeben, da die Dicke der Fäden und deren Veränderung sich nicht bestimmen läßt.

Ihre Eigenart erhalten die Bilder bei *Daphnia* wie *Polyphemus* durch das spezielle Verhalten des Nucleolus. Seine körnigen Reste entziehen die Fäden der Beobachtung und erfüllen bei der zunehmen-

den Verkleinerung des Kernvolumens den Raum desselben immer dichter. So läßt sich offenbar die Verkürzung der langen Fäden, deren Färbung viel weniger intensiv ist als die der Nucleolarschollen, nicht sehen. Erst stark verkürzt und intensiver tingierbar, werden sie wieder bestimmt sichtbar, wenn sie an der Kernoberfläche zusammenrücken.

Diese Verkürzung der langen, im Kernraume verteilten dünnen Fäden am Ende der Wachstumsperiode zu den Chromosomen der Reifungsphase ist bei so vielen Objekten beobachtet, daß es mir sicher erscheint, daß auch hier die kurzen Stäbchen auf dieselbe Weise zustande kommen. Von großem Interesse für die Auffassung dieser Stadien sind die Untersuchungen von Lerat (1905) über die Oogenese und Spermatogenese von *Cyclops strenuus*.

Die Eier dieses Copepoden sind zwar lange nicht so dotterreich wie die der Cladoceren, aber die Speicherung von Reservestoffen ist auch dort ganz beträchtlich und hat anscheinend zur Einrichtung ähnlicher kernphysiologischer Verhältnisse geführt. Die Chromosomen bleiben auch dort kontinuierlich erhalten und verkürzen sich während der späteren Stadien der Wachstumsphase zu den Stäbchen der ersten Richtungsspindel.

Die Rolle des Nucleolus.

Von besonderer Bedeutung ist das auffallende Verhalten, das bei *Cyclops* wie bei den Cladoceren der Nucleolus zeigt.

Lerat beschreibt in gewissen Wachstumsstadien die Chromosomen als »transformés en une sorte de bandes réticulées et granulenses«. Ähnlich ließen sich die Kernfäden der in Fig. 27, 28, 29 wiedergegebenen Stadien beschreiben. In unserm Falle sind die Granulationen, wie ihr weiteres Auftreten immer deutlicher zeigt, Nucleolarmasse. Zurzeit der maximalen Eiernährung zeigt sich bei *Cyclops* im Kern ein granulöses Netzwerk, in dem die Chromosomen liegen. Parallel damit geht ein Zerfall des Nucleolus, vor allem seiner »chromatischen« Substanz, die sich im Kernraum verteilt. Ich bin geneigt, diesen ganzen Vorgang der »Chromatolyse« als etwas den Verhältnissen bei den Cladoceren sehr Ähnliches anzusehen. Ob wir es aber in der vom Nucleolus sich lösenden Masse mit »Chromatin« zu tun haben, scheint zweifelhaft. Es kann aus einer ähnlichen Tinktion mit manchen unsrer Kernfarbstoffe nicht auf eine Identität der im Nucleolus enthaltenen färbbaren Substanz mit der der Chromosomen geschlossen werden. Lerat neigt jedoch offenbar zu dieser Ansicht:

»Pendant tous ces remaniements, les chromosomes gagnent ce que perd le nucléole«, und schließt daraus: »Cet échange expliquerait le remaniement total de la nucléine durant le stade d'accroissement; elle expliquerait aussi l'atrophie du nucléole et permettrait de découvrir, du mois partiellement, son utilité et son rôle dans la maturation des cellules sexuelles« (p. 185). Er weist dann auch auf die Parallelität zwischen gewissen Veränderungen des Kernes und des Cytoplasmas hin, und darauf möchte ich mehr Gewicht legen.

Die Beobachtungen am Cladocerenei sprechen dafür, daß die mächtige Ausbildung des Nucleolus im Keimbläschen auf der vegetativen Funktion des Eikernes beruht und mit der starken Vergrößerung des Kernes als Ganzes und des Chromatins Hand in Hand geht; und diese wieder weisen die engste Abhängigkeit von der Assimilationstätigkeit der ganzen Zelle auf[1]). Es kann möglich sein, daß in den Stadien, in denen die Schollen des sich auflösenden Nucleolus auf den Chromatinfäden sich niederschlagen, ein intensiver Stoffwechsel zwischen den beiden Substanzen stattfindet. Aber die Hauptbedeutung des Nucleolus kann meiner Meinung nach darin nicht liegen, denn weitaus der größte Teil seiner Masse tritt in gar keine nähere Beziehung zu den Chromosomen, sondern verteilt sich regellos im Kernraume. Später wird die ganze nucleoläre Granula ins Protoplasma befördert und dort aufgelöst. Gerade dieser Umstand zeigt auch, daß wir es in der mächtigen Nucleolarmasse nicht etwa mit gespeicherter Chromosomensubstanz zu tun haben, obgleich sie sich mit gewissen Kernfarben ähnlich färbt.

In der Spermatogenese spielt der Nucleolus nie eine ähnliche Rolle, auch bei *Cyclops* ist nach Lerat nichts davon zu bemerken. Auch in dotterarmen Eiern fällt der Nucleolus nicht auf und tritt vor allem zum Chromatin in keinerlei nähere morphologische Beziehung, z. B. bei *Planaria gonocephala* nach Schleip (1906, 1907).

Also beruht nach allem die starke Ausbildung des Nucleolus im Keimbläschen auf den bedeutenden vegetativen Leistungen desselben und nicht in einer speziellen Beziehung dazu, daß dieser Kern Kern

[1] Ob nun anzunehmen ist, daß die Veränderungen am Kern zum Zweck der Dotterbildung vor sich gehen (Born), oder daß »die Struktur des Keimbläschens eine Folge der Dotterbildung, nicht eine Ursache dafür ist (Lubosch 1902, S. 776), eine Anpassung des Kernes an veränderte biologische Momente seiner Umgebung, zum Schutze, zur Erhaltung und Ernährung seiner Erbmasse« (S. 774), diese Frage ist nur durch einen Vergleich zahlreicher Beobachtungen zu entscheiden und soll hier nicht weiter berücksichtigt werden.

einer Keimzelle ist, welche die Erbeigenschaften der Art auf die nächste Generation zu übertragen hat.

Welcher Art nun im einzelnen die Funktion des Nucleolus ist, ist damit noch nicht entschieden. Auf einer Seite wird diesem Körper die Rolle eines Reservedepots für Stoffe der Chromatinsynthese oder der Bildung von Strahlung und Spindel zugeschrieben (Strasburger), während man in neuerer Zeit mehr der Ansicht ist, daß in der Nucleolarsubstanz ein »Abspaltungsprodukt des Stoffwechsels« vorliegt, »welches während der vegetativen Tätigkeit der Zelle und des Kernes in oder an den chromatischen Balken und Fäden zur Abscheidung gelangt und noch während der Kernruhe oder zu Beginn der Mitose als eine Art Secret aus dem Kernraum entfernt wird, und zwar entweder in gelöster oder, in letzterem Falle, auch in ungelöster Form«. So äußert sich 1899 Häcker (S. 116), der schon in früheren Arbeiten diese Auffassung begründet hatte (1893, 1895).

Auf ähnlichem Standpunkt stehen auch Montgomery (1899), Carlier (1899), Heidenhain (1907) und andre.

Die Bildung von Nucleolarmasse steht darnach in direktem Verhältnis zur Intensität des Kernplasmastoffwechsels.

Damit lassen sich die an Cladoceren gefundenen Tatsachen gut vereinigen. Solange der Keimzellenkern wächst, wächst auch der Nucleolus. Sein Zerfall setzt in dem Zeitpunkt ein, da das Wachstum des Kernes und der Chromosomen aufhört. Die Hauptmasse der vom Nucleolus stammenden Schollen wird jedenfalls vom Plasma resorbiert.

Bemerkenswert ist auch, daß offenbar die Bildung von Nucleolarmasse in Beziehung steht zu den einzelnen Chromosomenindividuen, wie dies darin zum Ausdruck kommt, daß die Caryomeren ihre Specialnucleolen bilden. Eine solche Beziehung kann auch im ruhenden Kern, der eine Zusammensetzung aus einzelnen, die Sonderchromosomen repräsentierenden Bezirken nicht erkennen läßt, stattfinden. So treten — nach persönlicher Mitteilung von Herrn Dr. W. Schleip — bei *Formica sanguinea* im Richtungskern und im Vorkern nach ihrer Restitution kleine Nucleolen in der Zahl der Chromosomen auf.

Das Reduktionsproblem.

Nimmt man eine Kontinuität zwischen den Chromosomenfäden der Oocyte im Beginn der Wachstumsphase und den Chromosomen der Reifungsteilung an, was mir sichergestellt scheint, so muß gefragt werden nach dem Verhältnis der längsgespaltenen Chromosomen

der Prophase der Richtungspindel zu den früheren Zuständen der Chromosomen. Sind diese Doppelchromosomen mit den Fadenpaaren der frühen Wachstumsperiode identisch? Nach ihrer Zahl stimmen die Doppelchromosomen der Reifungsphase mit den Chromosomen der letzten Oogonienteilung überein; also sind die dazwischen stehenden Fadenpaare durch eine frühe Längsteilung entstanden zu denken.[1]) Diese Längsspaltung tritt dann an den verkürzten Chromosomen deutlich hervor, führt zu den häufig auch bei andern Objekten beobachteten Ringfiguren und wird in der Metakinese durchgeführt.

In dem vorliegenden Falle wird also die Normalzahl der Chromosomen für das aus dem parthenogenetischen Ei hervorgehende Individuum dadurch gewahrt, daß eine Reduktion der Chromosomenzahl während der Reifungsphase nicht stattfindet: die Reifezahl der Chromosomen und die somatische wie oogoniale ist dieselbe.

Also reifen die Eier der Cladoceren ohne Reduktionsteilung; nur eine Äquationsteilung kommt zur Ausführung.

Dieses Resultat stimmt überein mit den Angaben von Weismann und Ischikawa für Cladoceren, Ostracoden und Rotatorien, von Blochmann für Aphiden. Für Ostracoden hat seitdem Woltereck (1898) die Einzahl der Richtungsteilung bei *Cypris reptans* und *Cypris incongruens* bestätigt. Für das *Aphis*-Ei wurde dasselbe Resultat von Stschelkanowzew (1904), Stevens (1905) und Kewitt (1906) sichergestellt. Stevens und Kewitt geben auch an, daß bei der Reifungsteilung eine Reduktion der Chromosomenzahl nicht stattfindet.[2]) Die Untersuchung von Brauer über *Artemia* fordert eine gesonderte Besprechung.

Auffallend erscheint der Gegensatz zu den Fällen, wo zwei Richtungskörper bei parthenogenetischen Eiern gefunden werden, wie das bei einer Reihe oben aufgezählter Formen der Fall ist. Vergleicht man aber die Fälle, für die das Weismannsche »Zahlengesetz der Richtungskörper« seine Geltung hat, mit denjenigen, welche Ausnahmen zu demselben zu sein scheinen, so finden sich wesentliche gemeinsame Charaktere bei den Fällen der beiden Gruppen unter sich.

---

[1]) Eine andre Möglichkeit bliebe noch: nämlich die, daß tatsächlich eine Syndese der ursprünglichen acht Chromosomen angebahnt, jedoch wieder rückgängig gemacht wird; dann müßte der Längsspalt der Prophasen sich neu an den wieder getrennten Chromosomen bilden. Dieser Gedanke ist jedoch in dem gegebenen Zusammenhang nur eine bloße Möglichkeit.

[2]) Das nämliche teilt Tannreuther für die Aphidengattung *Melanaxanchus* (1907) mit.

Die Eier der ersten Gruppe — mit einem Richtungskörper und unreduzierter Reifezahl der Chromosomen, sind durchweg obligat parthenogenetisch (apogam nach einem mehr in botanischer Literatur verwendeten Sprachgebrauch), d. h. es existiert für sie keine Möglichkeit der Befruchtung. Ihnen entsprechen keine männlichen Parallelgenerationen. Es hat in diesen Fällen eine vollendete Anpassung an die eingeschlechtliche Fortpflanzung stattgefunden.

Die Eier der andern Gruppe, die exzeptionell oder fakultativ parthenogenetischen Eier der Schmetterlinge, Hymenopteren, Orthopteren usw. sind befruchtungsfähig. Sie können der Befruchtung entbehren, doch sie besitzen männliche Parallelgenerationen.

In diesem Umstand ist offenbar die prinzipielle Erklärung für ihr verschiedenes Verhalten gegeben. Sie wurde von Weismann 1891 (S. 105) ausgesprochen: »Ich möchte glauben, daß regelmäßige Parthenogenese immer auf diesem Weg — der Unterdrückung der zweiten Richtungsteilung — entstanden ist. . . Bei fakultativer Parthenogenese aber konnte dieser Weg nicht eingeschlagen werden, weil dasselbe Ei, welches zur parthenogenetischen Entwicklung befähigt war, doch auch befruchtungsfähig bleiben sollte.«

So reifen die fakultativ parthenogenetischen Eier mit Reduktionsteilung und zeigen damit ihre Berechnung auf das Hinzukommen eines Spermakernes.

Wie nun der Ausfall der Befruchtung bei jenen Eiern gedeckt wird, wenn die Natur aus irgend einem Grund von ihrer Fähigkeit zur Parthenogenese Gebrauch macht, wie also ohne Hinzukommen eines männlichen Kernes die dauernde Herabsetzung der Chromosomenzahl verhindert wird, ist für die wenigsten Fälle klar.

Findet, nachdem die Reduktion einmal ausgeführt wurde, ohne daß Befruchtung nachfolgte, eine Vermehrung der n Chromosomen durch einfache Längsteilung ohne Kernteilung statt, so schafft sich der Organismus wieder die normale Chromosomenzahl, indem er aus n Chromosomen $2 \cdot \frac{n}{2}$ macht, von denen je zwei qualitativ gleich sind als Schwesterchromosomen. Petrunkewitsch (1901, 1902) glaubte dies für *Apis mellifica* ♂ annehmen zu müssen, wenn auch nur für das Soma des Tieres, da er die Geschlechtszellen vom »Richtungskopulationskern« ableitet. Nach übereinstimmenden Untersuchungen von Meves (1903, 1907), L. Doncaster (1906) und E. L. Mark und M. Copeland (1906) wird bei *Apis mellifica* und *Vespa maculata* einer fortschreitenden Verminderung der Chromosomenzahl auf andre

Weise vorgebeugt. Nach ihren Angaben enthalten alle Zellen des Drohnenkörpers, auch die Oogonien, reduzierte Chromosomenzahl. Eine abermalige Reduktion in der Spermatogenese wird aber dadurch verhindert, daß die eine der Spermatocytenteilungen, und zwar die Reduktionsteilung nicht zur Ausführung kommt. Dieser Fall ist dadurch besonders interessant, daß auch da zur Verhinderung einer unzeitigen Reduktion — hier in der Spermatogenese — eine Reifungsteilung ausgeschaltet wurde, wie bei den Cladoceren und Aphiden in der Oogenese.

Dadurch bleiben auch historisch die Chromosomen individuell verschieden. Der Stammbaum der verschiedenen Chromosomen einer Zelle, bzw. auch der niederen, die Chromosen als »Idanten« zusammensetzenden Einheiten, der »Ide« im Sinne Weismanns, verläuft immer getrennt.

Dieser Modus, die Reduktion unter Überschlagung einer mit reduzierter Zahl wachsenden Generation rückgängig zu machen, ist nur bei einer mit Befruchtung alternierenden parthenogenetischen Fortpflanzung möglich, wie sie bei den darauf untersuchten Hymenopteren eine ausgebildete Einrichtung ist. Davon unterscheiden sich die Fälle, in denen mehrere fakultativ parthenogenetische Generationen aufeinanderfolgen, wie dies z. B. bei manchen Orthopteren der Fall ist (*Bacillus rossii*). Wie sich die Verhältnisse dort gestalten, darüber wissen wir, wie schon gesagt, noch nichts Allgemeingültiges.

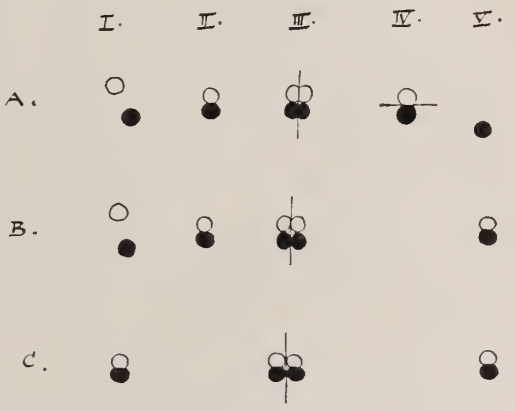
Fragen wir nun nach der phylogenetischen Herleitung der Parthenogenese, so ist speziell für die uns zunächst beschäftigenden Cladoceren ein Fall bekannt, der uns vielleicht einen Weg zeigen kann, auf dem ein Ei von der unbedingten Befruchtungsbedürftigkeit zur Parthenogenese kommen konnte, wenn es für die Erhaltung der Art Vorteile bot.

Brauer fand bei *Artemia salina*, die sicher einen ursprünglicheren Charakter der Phyllopodenorganisation darstellt als die Cladoceren, daß im parthenogenetischen Ei zwar meist nur ein Richtungskörper gebildet wird, daß sich aber ausnahmsweise noch eine zweite Reifungsteilung vollziehen kann, die jedoch wieder rückgängig gemacht wird. Petrunkewitsch (1902) hält den letzteren Vorgang für pathologischer Natur. Es ist wohl möglich, daß er tatsächlich vorwiegend in Eiern auftritt, die durch irgend welche ungünstigen Bedingungen geschädigt sind; aber das schließt nicht aus, daß darin ein phylogenetisch früherer Zustand zu Tage tritt, der allmählich durch eine andre, einfachere Einrichtung ersetzt wurde. Eine ähnliche Wieder-

einbeziehung der Chromosomen des zweiten Richtungskörpers in den Eikern teilen Boveri (1887) bei *Ascaris* in abnormen Fällen und O. Hertwig (1890) für *Astropecten* mit für Eier, bei denen die Befruchtung ausbleibt. Eine parthenogenetische Entwicklung scheint jedoch dort in solchem Falle noch nicht immer möglich zu sein. Doch kann man sich vorstellen, daß an solche Vorkommnisse eine weitere Entwicklung anknüpfen konnte.

Seitdem man allerdings die Kompliziertheit des ganzen Reduktionsprozesses kennt und weiß, daß bei sicher den meisten befruchtungsbedürftigen Eiern in früheren Stadien der Oogenese schon Veränderungen vor sich gehen, die auf die Reduktionsteilung hinzielen, nämlich die Vorgänge der Scheinreduktion unter der Form der Syndese, ist die Ableitung der Reifung des parthenogenetischen Eies durch einfachen Ausfall der einen Teilung nicht mehr so einfach zu denken. Auch die früheren Stadien der Keimzellentwicklung müssen mit verändert werden. Es muß die Syndese mit ausfallen.

Fig. 6.



Schema für eine Deutung der Chromosomenverhältnisse bei *Artemia*.
I. Zwei oogoniale Chromosomen. II. Syndese. III. Äquationsteilung. IV. Reduktionsteilung. V. Chromosomen des reifen Eikerns. A. Reifung des befruchtungsbedürftigen Eis. B. Reifung des parthenogenetischen Eis in der aus einem befruchteten Ei hervorgegangenen Generation. C. Reifung des parthenogenetischen Eis in einer Folge parthenogenetischer Generationen. Folgt A auf eine parthenogenetische Generation, so fällt A I weg, d. h. ist = C V.

Noch eine Möglichkeit ist denkbar, nämlich die, daß in der aus befruchtenden Eiern sich entwickelnden Generation vor der Keimzellenreifung stets eine Syndese, eine Scheinreduktion, zustande kommt, daß aber in der Folge, wenn das entstehende Ei ein parthenogenetisches ist, nur eine Längsteilung der syndetisch gebundenen Chromosomen ausgeführt wird (Äquationsteilung), während die Reduktionsteilung, die beide Einzelchromosomen trennen würde, unterdrückt wird. Damit würde die aus den parthenogenetischen Eiern hervorgegangene Generation mit scheinreduzierter Chromosomenzahl wachsen.

In der nächsten »parthenogenetischen Oogenese« würde wieder nur eine Längsteilung des ganzen bivalenten Gamosoms stattfinden usw. durch alle parthenogenetischen »Sommergenerationen« hindurch. Sie wüchsen alle mit einer Anzahl immanent bivalenter Chromosomen, die weder weiterhin scheinreduziert noch reduziert wird. Erst beim Auftreten eines für Befruchtung bestimmten Eies oder in der Spermatogenese eines Männchens würden dann die beiden syndesierten Einzelchromosomen wieder in einer Reduktionsteilung getrennt, und in dem ♀ Vorkern und in dem Spermakern hätten wir univalente Chromosomen vor uns. Ihre Summierung in der Befruchtung müßte die »wahre« Normalzahl, also die doppelte Ziffer der scheinreduzierten ergeben (vgl. das Schema Textabb. 6).

Ich will diese Möglichkeit nicht als wahrscheinliche Vermutung hinstellen. Doch kann man durch Brauers Befunde an *Artemia* auf ein hier liegendes Problem hingewiesen werden. Nach Brauer besitzen nämlich die aus Eiern mit einer Richtungsteilung hervorgegangenen Embryonen 84, die jedoch, bei denen eine Bildung der zweiten Richtungsspindel begonnen hat und eine nachträgliche Verschmelzung eingetreten war, 168 Chromosomen. In die Richtungsspindel treten 84 »Vierergruppen« (Tetraden) ein, während als »Normalzahl« für *Artemia* 168 anzusehen ist. Bei der ersten Reifungsteilung enthalten die beiden Tochterplatten je 84 »Dyaden«, welche bei der zweiten Teilung in Einzelchromosomen getrennt werden. Vor der Reifung ist mithin »das Ei von *Artemia* stets befruchtungsfähig« (Brauer). Wenn nun die zweite Teilung unterbleibt, so kann man mit Brauer (S. 213) annehmen, »daß die zwei Teile eines der 84 Chromosomen, welche in den Eikern übergehen, verbunden bleiben«, damit also bivalente Chromosomen in der halben Zahl darstellen. Die Herkunft der »Tetraden« bei *Artemia* ist nicht bekannt.

Dieses offene Problem wollte ich nur berühren, um zu zeigen, daß die restlose Erklärung der cytologischen Grundlagen der eingeschlechtlichen Fortpflanzung auch eine vergleichende Betrachtung der Oogenese der befruchtungsbedürftigen Eier derselben Art fordert, sowie die Untersuchung des Übergangs von der einen Fortpflanzungsart zur andern, also die Feststellung der Chromosomenverhältnisse in der ersten auf einen Befruchtungsprozeß folgenden Generation.

Ich hoffe weitere Aufschlüsse aus der Fortsetzung der Untersuchung in dem angedeuteten Sinne bald zu erhalten

Es sei mir gestattet, an dieser Stelle meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Geh. Rat Professor Weismann, meinen herzlichsten

Dank zu sagen für so viele Anregungen, die ich von ihm empfangen habe, und das gütige Interesse, das er meiner Arbeit entgegenbrachte. Ebenso danke ich Herrn Privatdozent Dr. W. Schleip für seine liebenswürdige Anteilnahme an meiner Untersuchung und manchen wertvollen Rat.

Freiburg i. B., Februar 1908.

Literatur.

Baehr, W. B. von. 1907. Über die Zahl der Richtungskörper in parthenogenetisch sich entwickelnden Eiern von Bacillus rosii. Zool. Jahrb. Anat. Ontog. 24.

Blochmann, F. 1887a. Über die Richtungskörper bei Insekteneiern. Biol. Centralbl. 7.

—— 1887b. Über die Richtungskörper bei Insekteneiern. Morph. Jahrb. 12.

—— 1889. Über die Zahl der Richtungskörper bei befruchteten und unbefruchteten Bieneneiern. Morph. Jahrb. 15.

—— 1892. Über die Richtungskörper bei unbefruchtet sich entwickelnden Insekteneiern. Verh. Nat, med. Ver. Heidelberg (NF). 4.

Boveri, Th. 1887—1890. Zellenstudien. Jen. Zeitschr. 21—24.

—— 1904. Ergebnisse über die Konstitution der chromatischen Substanz des Zellkernes. Jena.

Brauer, A. 1894. Zur Kenntnis der Reifung des parthenogenetisch sich entwickelnden Eies von Artemia salina. Arch. mikr. Anat. 43.

Carlier, E. Wace. 1899. Secretion, a chapter in cell physiology. Birmingham.

Carnoy, J. B. et Lebrun, H. 1897—1899. La Cytodiérèse de l'œuf. Cellule 12—16.

Claus, C. 1876. Zur Kenntnis der Organisation und des feineren Baues der Daphniden. Z. wiss. Z. 27.

Doncaster, L. 1906a. On the maturation of the unfertilised egg, and the fate of the polar bodies in the tenthredinidae (sawflies). Quart. J. micr. Sc. 49.

—— 1906b. Spermatogenesis of the Hive Bee. Anat. Anz. 29.

—— 1907. Spermatogenesis of the Honey Bee. Anat. Anz. 31.

Erlanger, R. von u. Lauterborn, R. 1897. Über die ersten Entwicklungsvorgänge im parthenogenetischen und befruchteten Rädertierei (Asplanchna priodonta). Zool. Anz. 20.

Fick, R. 1899. Über die Eireifung bei Amphibien. Verh. Anat. Ges. Tübingen. Anat. Anz. Ergänzungsheft. 16.

—— 1905. Betrachtungen über Chromosomen, ihre Individualität, Reduktion und Vererbung. Arch. Anat. Supplem.

Gérard, O. 1901. L'ovocyte de premier ordre du Prostheceraens vittatus. Cellule. 18.

Grégoire, V. 1905. Les résultats acquis sur les cinèses de maturation dans les deux règnes. Cellule. 22.

Grobben. 1879. Die Embryonalentwicklung von moina rectirostris. Arb. zool. Inst. Wien. 2.

Guenther, K. 1903. Über den Nucleolus im reifenden Echinodermenei und seine Bedeutung. Zool. Jahrb. Anat. Ontog. 19.

Häcker, V. 1893. Das Keimbläschen, seine Elemente und Lageveränderungen I, II. Arch. mikr. An. 41. 42.

—— 1895. Die Vorstadien der Eireifung, zusammenfassende Untersuchungen über die Bildung der Vierergruppen und das Verhalten der Keimbläschen-Nucleolen. Arch. mikr. An. 45.

—— 1899. Praxis und Theorie der Zellen u. Befruchtungslehre. Jena, G. Fischer.

—— 1907. Die Chromosomen als angenommene Vererbungsträger. Erg. u. Fortschr. d. Zool. 1.

Heidenhain, M. 1907. Plasma und Zelle. I, 1. Jena, G. Fischer.

Henderson, W. D. 1907. Zur Kenntnis der Spermatogenese von Dytiscus marginalis L. nebst einigen Bemerkungen über den Nucleolus. Z. wiss. Z. 87.

Henking, H. 1888. Über die Bildung von Richtungskörpern in den Eiern von Insekten und deren Schicksal. Nachr. Ges. wiss. Göttingen.

—— 1889, 1890, 1892. Untersuchungen über die ersten Entwicklungsvorgänge in den Eiern der Insekten. Z. wiss. Z. 49. 51. 54.

Hertwig, O. 1890. Experimentelle Studien am tierischen Ei vor, während und nach der Befruchtung. Jen. Zeitschr. 24.

Hewitt, C. G. 1906. The cytological aspect of parthenogenesis in insects. Mem. Proc. Manchester lit. ph. Soc. 50.

Lerat, P. 1905. Les phénomènes de maturation dans l'ovogénèse et la spermatogenese du Cyclops strenuus. Cellule. 22.

Lubosch, W. 1902a. Über die Eireifung der Metazoen, insbesondere über die Rolle der Nucleolarsubstanz und die Erscheinung der Dotterbildung. Erg. Anat. Entw. 11.

—— 1902b. Über die Nucleolarsubstanz des reifenden Tritoneies nebst Betrachtungen über das Wesen der Eireifung. Jen. Zeitschr. 37.

Mark, E. L. and Copeland, M. 1906. Some stages in the Spermatogenesis of the honey Bee. Proc. Amer. Ac. Arts Sc. 42.

—— —— 1907. Maturation stages in the Spermatogenesis of vespa maculata. Ibid. 43.

Mc. Clung, C. E. 1905. The chromosome complex of arthopteran spermatocytes. Biol. Bull. 9.

Meves, F. 1903. Über »Richtungskörperbildung« im Hoden von Hymenopteren. Anat. Anz. 24.

—— 1907. Die Spermatocytenteilungen bei der Honigbiene. Arch. mikr. An. 70.

Montgomery, Th. H. 1898. Comparative cytological studies, with especial regard to the morphology of the nucleolus. Journ. Morph. 15.

—— 1901. A study of the chromosomes of the germ cells of Metazoa. Trans. Amer. phil. Soc. 20.

Müller, P. E. 1868—69. Bidrag til Cladocernes Forplantningshistoire. Naturhistorisk Tidskrift 5.

Paulke, W. 1899. Zur Frage der parthenogenetischen Entstehung der Drohnen (Apis mellifia ♂). Anat. Anz. 16.

Petrunkewitsch, A. 1901. Die Richtungskörper und ihr Schicksal im befruchteten und unbefruchteten Bienenei. Zool. Jahrb. Anat. Ontog. 14.

—— 1902a. Das Schicksal der Richtungskörper im Drohnenei. Ibid. 17.

—— 1902b. Die Reifung der parthenogenetischen Eier von Artimia salina. Anat. Anz. 21.

Platner, G. 1888. Die erste Entwicklung befruchteter und parthenogenetischer Eier von Liparis dispar. Biol. Centralbl. 8.
Samassa, P. 1893. Die Keimblätterbildung bei den Cladoceren. Arch. mikr. Anat. 41.
Schleip, W. 1906. Die Entwicklung der Chromosomen im Ei von Planaria gonocephala. Zool. Jahrb. Anat. Ontog. 23.
—— 1907. Die Samenreifung bei den Planarien. Ibid. 24.
Schockaert, R. 1901. 1902. L'ovogénèse chez le Thysanozoon Brocchi I, II. Cellule. 18. 20.
Schreiner, A. und K. E. 1906. Neue Studien über die Chromatinreifung der Geschlechtszellen (Tomopteris). Arch. de Biol. 22.
Stevens, N. M. 1905. A study of the germ cells of Aphis rosae and A. oenotherae, Journ. exper. zool. 2.
Stschelkanowzew. 1904. Über die Eireifung bei oviparen Apiden. Biol. Centr. 24.
Tannreuther, G. W. 1907. History of the germ cells and early embryology of certain Aphids. Zool. Jahrb. Anat. Ontog. 24.
Weismann, A. 1876—1879. Beiträge zur Naturgeschichte der Daphnoiden. Z. wiss. Z. 27—33.
—— 1885. Die Kontinuität des Keimplasmas usw. Jena.
—— 1886. Richtungskörper bei parthenogenetischen Eiern. Zool. Anz. 9.
—— 1887. Über die Zahl der Richtungskörper und über ihre Bedeutung für die Vererbung. Jena.
—— 1891. Amphimixis oder die Vermischung der Individuen. Jena.
—— u. Ischikawa, C. 1888. Über die Bildung der Richtungskörper bei tierischen Eiern. Ber. nat. Ges. Freiburg. 3.
—— —— 1889. Weitere Untersuchungen zum Zahlengesetz der Richtungskörper. Zool. Jahrb. Morph. 3.
Woltereck, R. 1898. Zur Bildung und Entwicklung des Ostrakoden-Eies. Z. wiss. Z. 64.

Erklärung der Abbildungen auf Tafel XVIII—XXI.

Sämtliche Figuren sind gezeichnet mit Hilfe des Abbéschen Zeichenapparates auf Objekttischhöhe. Die Linsenzusammenstellung ist bei den Einzelnfiguren angegeben. Ohne nähere Angabe sind die achromatischen Objektive (Ob.) oder die Apochromate (A. Ob.) von Zeiss gemeint; Objektive von Leitz sind mit L bezeichnet; Oculare den Objektiven entsprechend. C. oc. = Komsationsocnlare.

Fig. 1—57 *Daphnia pulex.*

Tafel XVIII.

Fig. 1. Partie aus dem ektodermalen Epithel eines Embryo. A. Ob. 1,5; C. oc. XII.

Fig. 2—4. Teilungsphasen von embryonalen Epidermiszellen. A. Ob. 1,5; C. oc. XII.

Fig. 5. Mitose in einer Darmzelle eines erwachsenen Tieres. A. Ob. 1,5; C. oc. XII.

Fig. 6. Schnitt durch eine embryonale Ovarialanlage. A. Ob. 1,5; C. oc. VI.

Fig. 7 und 8. Teilungsphasen von Ureizellen. A. Ob. 1,5; C. oc. XII.

Fig. 9. Ovarium eines reifen Tieres, längsgeschnitten; gr_1, gr_2 Keimzellengruppen, in denen sich die Eizelle (Ei) und die Nährzellen (nz) differenziert haben, Kz Keimzellen der nächsten Eiserie, Oc junge Oocyten, K Keimlager, Og Oogonien. L. Ob. 6. Oc. I.

Fig. 10. Längsschnitt durch ein Ovarium mit stark herangewachsenen Eiern (Ei); nz Nährzellen, schon fast aufgebraucht; Eik Eikern, rs Resorptionsstellen in den Eizellen, Kz Keimzellen der nächsten Serie, k Keimlager, m Muskelbündel. L. Ob. 6. Oc. I.

Fig. 11. Längsschnitt durch das Keimlager eines reifen Ovariums. *aa* Region der Oogonien in der Keimphase; *bb* Oocyten. Ei ein Ei aus dem heranwachsenden Eisatz. A. Ob. 1,5; C. oc. IV.

Fig. 12. Oogonien aus dem Keimlager des Ovariums. Chromosomen locker im Kern verteilt; Nucleolus in Einzahl oder Mehrzahl. Ob. 1,5; C. oc. XII.

Fig. 13—17. Teilungsphasen von Oogonien. A. Ob. 1,5; C. oc. XII.

Fig. 18—36. Wachstumsphase der Oocyten.

Fig. 18—25. Phase des gemeinsamen Wachstums aller Keimzellen.

Fig. 18. Grenzzone im Keimlager: Oogonien und jüngste Oocyten; Ausbildung der Nucleolen. Ob. $^1/_{12}$; Oc. I.

Fig. 19. Junge Oocyten; im Kern die Einzelchromosomen locker verteilt. A. Ob. 1,5; C. oc. XII.

Fig. 20. Ältere Oocyten; Chromosomen um den Nucleolus zusammengedrängt; starke Eisenhämatoxylinfärbung. Ob. $^1/_{12}$; Oc. I.

Fig. 21. Oocyten gleichen Alters wie Fig. 20; different gefärbt. A. Ob. 1,5; C. oc. XII.

Fig. 22 und 23. Keimzellen aus Gruppen des nachrückenden Materials (vgl. Kz in Fig. 9 und 10) in verschiedenem Alter, Ausbildung des dünnfädigen Netzes. Ob. $^1/_{12}$; Oc. I.

Fig. 24. Keimgruppe, die in den vorderen Teil des Ovariums gerückt ist, nachdem kürzlich reife Eier abgelegt wurden. Beginn einer Größendifferenzierung der Eizelle. Ob. $^1/_{12}$; Oc. I.

Fig. 25. Kern am Ende des gemeinsamen Wachstums der Keimzellen; Doppelfäden. Aufsicht auf eine durch den Schnitt abgetrennte Kernkalotte. A. Ob. 1,5; C. oc. VI.

Fig. 26—36. Differenzierungsphase.

Fig. 26. Beginn der Dotterablagerung und des stärkeren Kernwachstums in der Eizelle. Ob. $^1/_{12}$; Oc. I.

Fig. 27. Starke Vacuolisation des Nucleolus; auf den Chromosomen beginnt sich körnige Nucleolarmasse niederzuschlagen. Ob. $^1/_{12}$; Oc. I.

Tafel XIX.

Fig. 28. Ähnliches Stadium, stärker vergrößert; Doppelfäden. A. Ob. 1,5; C. oc. VI.

Fig. 29. Ein Teil eines Kernes auf dem Höhepunkt des Wachstums, sehr stark vergrößert; Chromatinfäden dünn, schwach gefärbt, auf ihnen körnige Konglomerate abgelagert. A. Ob. 1,5; C. oc. XII.

Fig. 30. Maximaler Kern; Nucleolarzerfall. Ob. $^1/_{12}$; Oc. I.

Fig. 31—33. Weitere Stadien des Nucleolarzerfalles; die Chromosomen werden völlig verdeckt; Abnahme der Kerngröße. Ob. $^1/_{12}$; Oc, I.

Fig. 34 und 35. Weitere Kernverkleinerung, Wanderung an die Eioberfläche. Ob. $^1/_{12}$; Oc. I.

Fig. 26—50. Schnitte durch Eier im Zustand der Reifungsteilung.

Fig. 36. Hervortreten der Chromosomen. Ob. 1/12; Oc. I.

Fig. 37. Teil eines Kernes, in dem die verkürzten Chromosomen eben hervorgetreten sind. A. Ob. 1,5; C. oc. XII.

Fig. 38. Herausbildung der Richtungsspindel. Ob. 1/12; Oc. I.

Fig. 39. Die Chromosomen stellen sich in die Spindel ein, die meisten sind deutlich längsgespalten. A. Ob. 1,5; C. oc. XII.

Fig. 40. Die Spindel ist an die Peripherie gerückt, der nucleoläre Restkörper in Auflösung. Ob. 1/12; Oc. I.

Fig. 41—46. Einstellung der längsgspaltenen Chromosomen in die Äquatorialplatte, Verkürzung der Chromosomen, die sich mit den Enden zusammenlegen (42, 43), Ringe bilden und zuletzt völlig kompakt und kugelig erscheinen, (44, 45, 46). 41, 42 Polansichten, 43–46 Seitenansichten der Spindeln. Fig. 46. Die »Zugfasern« der Spindel sind deutlich zu erkennen. A. Ob. 1,5; C. oc. XII.

Fig. 47—50 Metakinese. Fig. 49 eine Spindel in Metakinese, noch in Verbindung mit der Nucleolarmasse, entfernt von der Oberfläche des Eis. A. Ob. 1,5; C. oc. XII.

Tafel XX.

Fig. 51. Stück eines Eis, das kurz vor der Ablage in den Brutraum steht. Peripher der Richtungskern, central, von einer Strahlung umgeben, der Eikern, in seiner Umgebung noch Nucleolarmasse. Aus drei aufeinanderfolgenden Schnitten kombiniertes Bild. A. Ob. 1,5; C. oc. IV.

Fig. 52*a* Richtungskern, 52*b* Eikern aus einem kurz vor der Ablage in den Brutraum fixierten Ei. A. Ob. 1,5; C. oc, XII.

Fig. 53. Ei, kurz nach der Ablage in den Brutraum; Richtungskern und Eikern aus Karyomeren bestehend. Ob. 1/12; Oc. I.

Fig. 54. Etwas älterer Eikern; Spezialnucleolen in den Karyomeren, Strahlungscentrum neben dem Kern liegend. A. Ob. 1,5; C. oc. XII.

Fig. 55. Erste Furchungsspindel in Telophase; Karyomerenstadium der Tochterkerne; Mittelplatte. Ob. 1/12; Oc. I.

Fig. 56. Beginnende zweite Furchungsteilung. A. Ob. 1,5; C. oc. VI.

Fig. 57. Schnitt durch ein Embryonalstadium, in dem die Furchungskerne schon auf der Oberfläche des Dotters gelagert sind; zwei Blastodermkerne, kurz nach der Teilung. A. Ob. 1,5; C. oc. VI.

Fig. 58—78 *Polyphemus pediculus.*

Fig. 58–61. Somatische Zellteilungen aus dem embryonalen Ektoderm ziemlich junger Embryonen. A. Ob. 1,5; C. oc. XII.

Fig. 62. Längsschnitt durch ein Ovarium. K Keimlager, gr heranwachsende Keimgruppen. L. Ob. 6; Oc. I.

Fig. 63. Schnitt durch das Keimlager. A. Ob. 1,5; C. oc. XII.

Fig. 64. Teilungsphase einer Oogonie. A. Ob. 1,5; C. oc. XII.

Fig. 65 und 66. Doppelfäden im Fadengerüst der heranwachsenden Oocyten. Fig. 66 Aufsicht auf eine durch den Schnitt abgetrennte Kernkalotte. A. Ob. 1,5; C. oc. XII.

Fig. 67. Keimgruppe kurz vor dem Beginn der Differenzierung; Nucleolus stark vacuolisiert; Chromatinfäden schwach färbbar. Ob. 1/12; Oc. I.

Fig. 68 und 69. Differenzierung des Eis; Resorption der Nährzellensubstanz. 68 Zerfall des Nucleolus; 69 die Spindel ist bereits ausgebildet. Ob. $^1/_{12}$; Oc. I.

Fig. 70. Ei im Brutraum; erste Furchungsspindel. Ob. $^1/_{12}$; Oc. I.

Tafel XXI.

Fig. 71. Richtungsspindel in Prophase: Beginn der Äquatorialeinstellung; Chromosomen längsgespalten. A. Ob. 1,5; C. oc. XII.

Fig. 72. Richtungsspindel in Metakinese. A. Ob. 1,5; C. oc. XII.

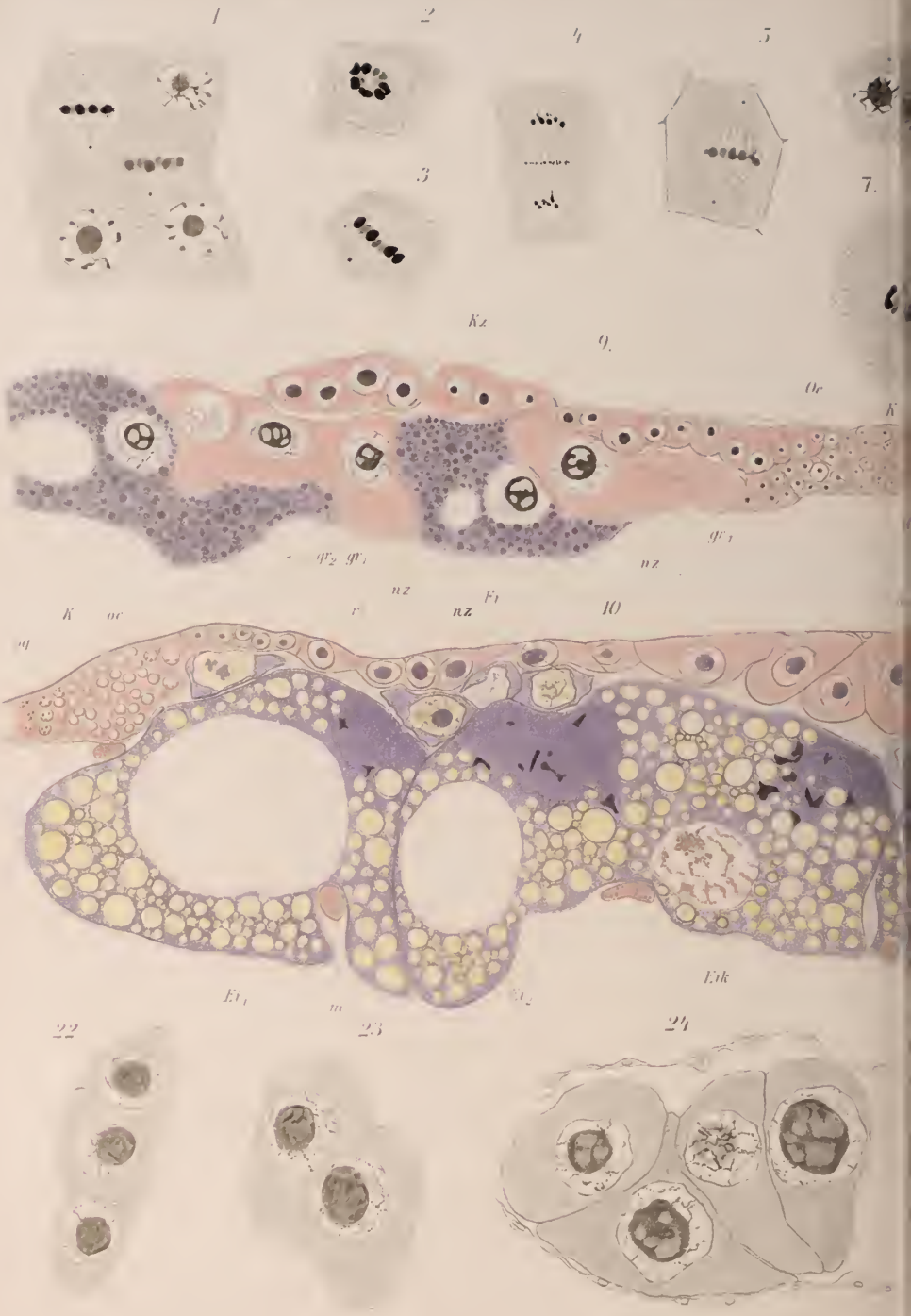
Fig. 73. Schnitt durch ein Ei im Brutraum; Richtungskern mit erkennbaren Chromosomen; Eikern im Karyomerenstadium, von einer Strahlung umgeben. A. Ob. 1,5; C. oc. VI.

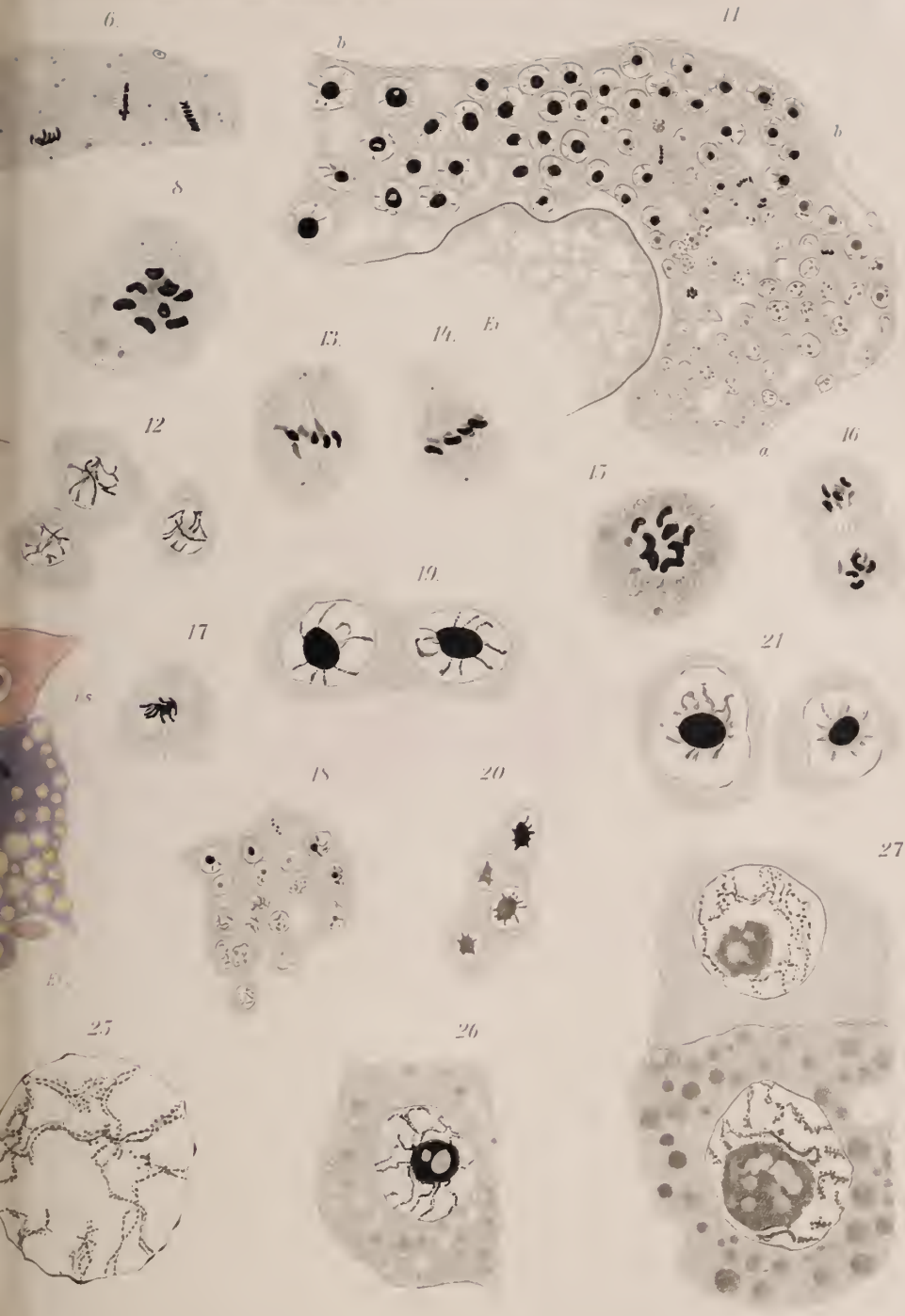
Fig. 74 und 75. Zweite Furchungsspindeln; »heterotypische« Teilung. A. Ob. 1,5; C. oc. XII.

Fig. 76. Ein Furchungskern aus einem Ei im Zweizellenstadium, aus Karyomeren mit Spezialnucleolen zusammengesetzt. A. Ob. 1,5; C. oc. XII.

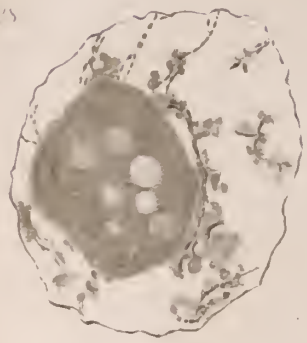
Fig. 77. Annähernd transversaler Schnitt durch ein Vierzellenstadium, kurz nach der letzten Teilung. A. Ob. 1,5; C. oc. IV.

Fig. 78. Annähernd transversaler Schnitt durch ein älteres Vierzellenstadium. A. Ob. 1,5; C. oc. IV.

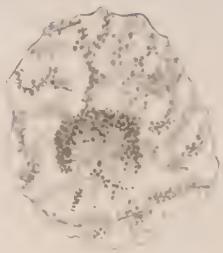

1
2
3
4
5
7.
Kz
9.
Oc
K
gr2 gr1
gr1
nz
nz
Fi
nz
K
oc
10
Eik
Ei1
m
Ei2
22
23
24


6.
11
b
b
8
13.
14.
15
12
a
16
15
19.
17
21
18
18
20
27
25
26

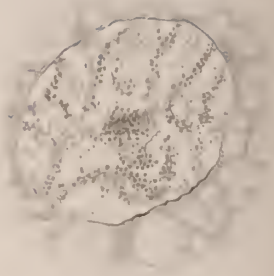
28



30



31

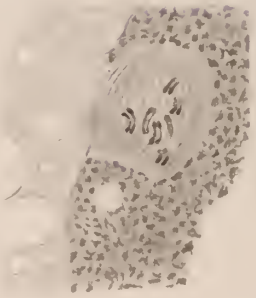


29

35

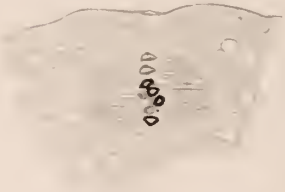
36

39.



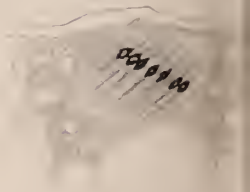
40.

34

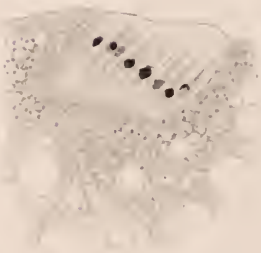


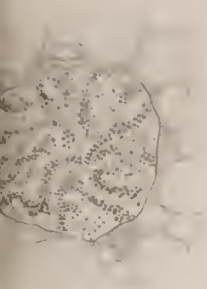
46

47.

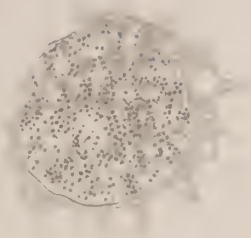


45

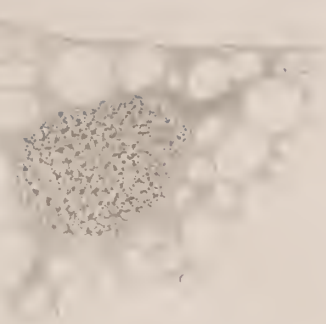




33



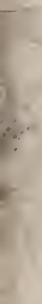
34

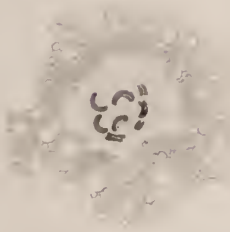


37

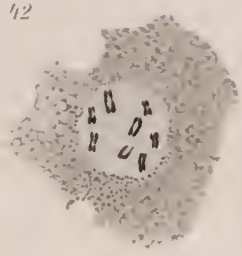
38.

41



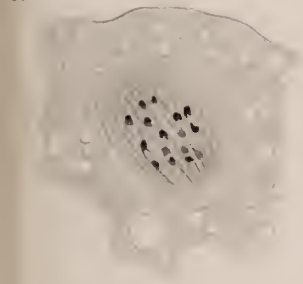


42



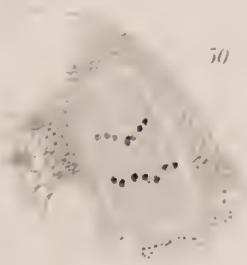
43

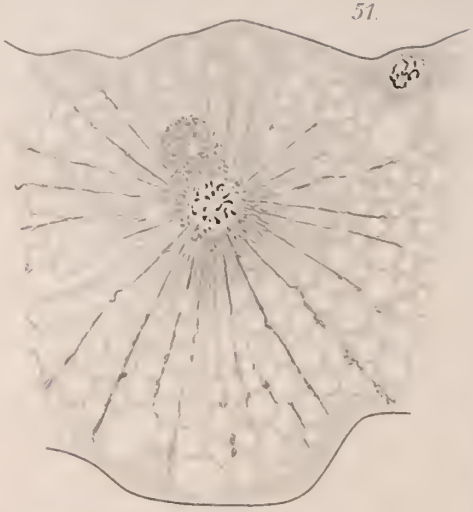
48

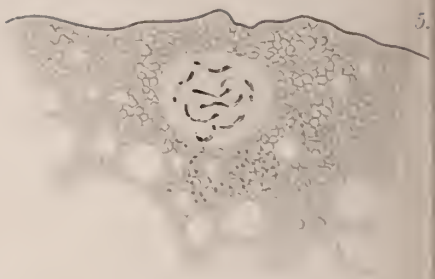


49

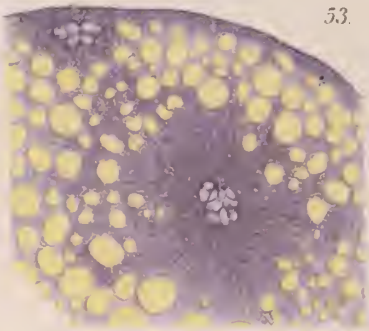
50



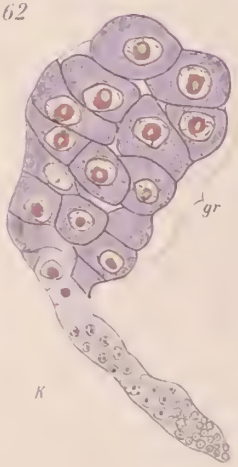

51.


5.

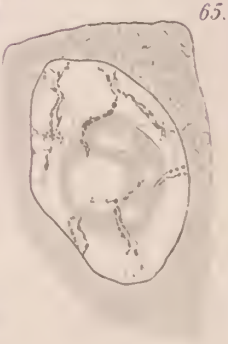
52 b

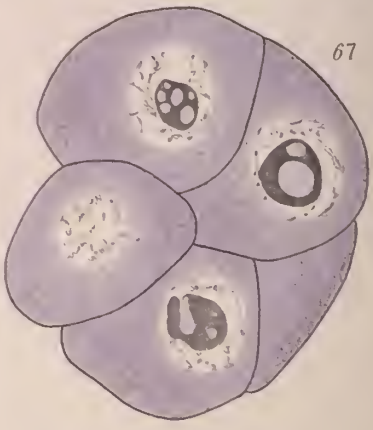

53.

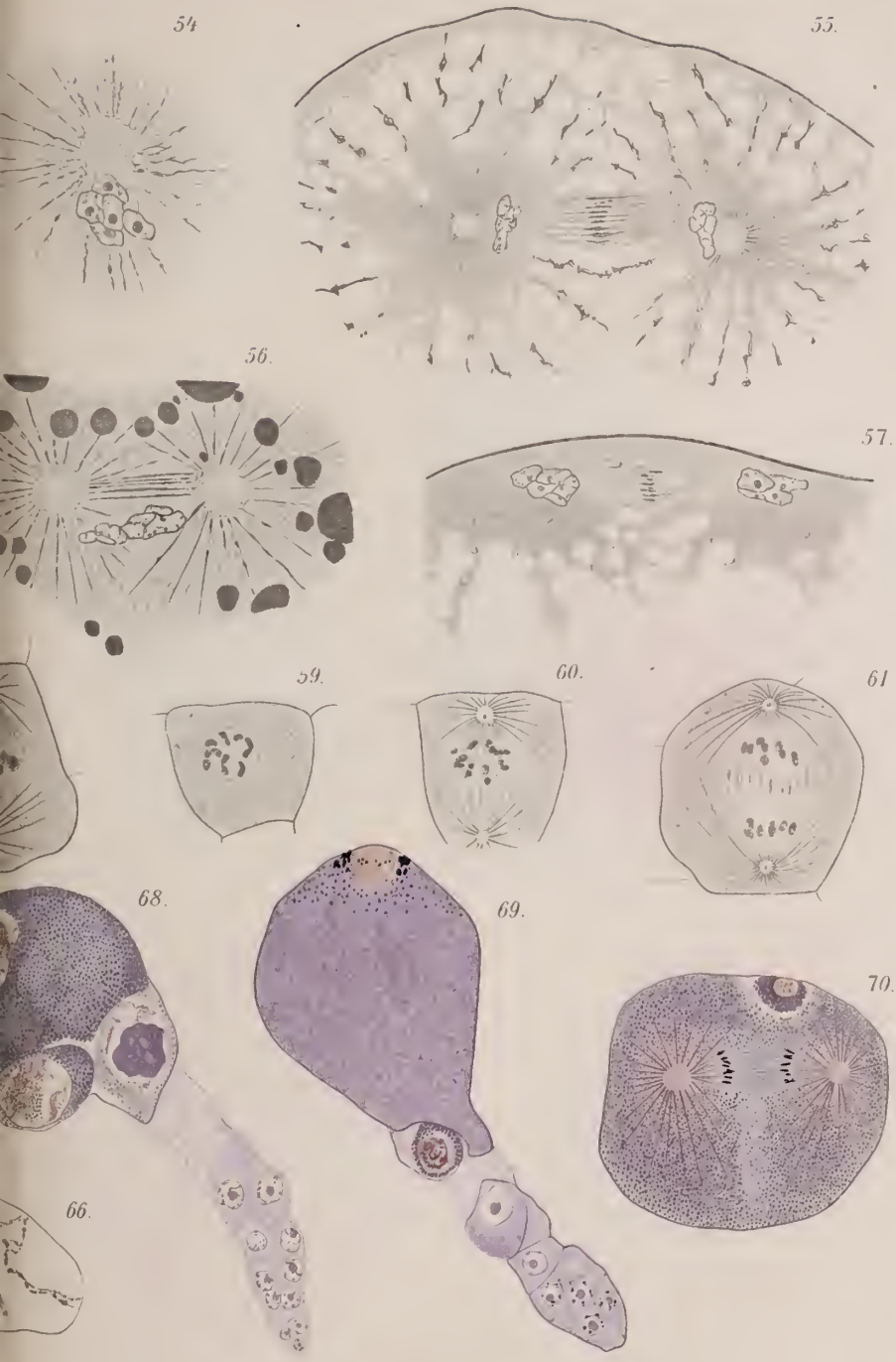
63.


62
gr
K

64.


65.


67


54.
55.
56.
57.
59.
60.
61.
68.
69.
70.
66.

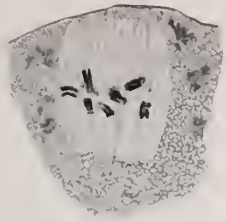


Fig. 71.

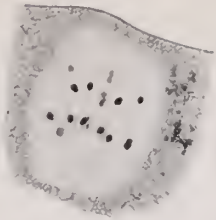


Fig. 72.

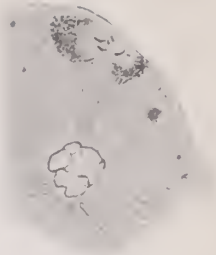


Fig. 73.

Fig. 74.

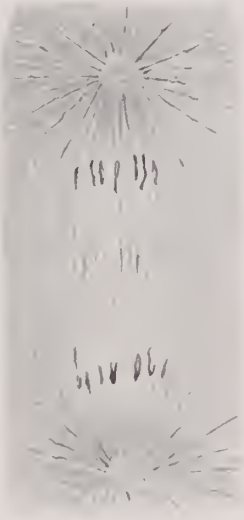


Fig. 75.

Fig. 76.

Fig. 77.

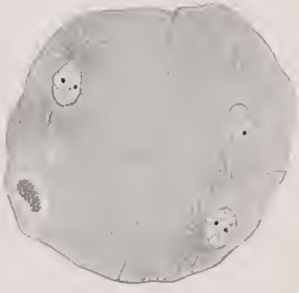


Fig. 78.

A. Kühn del.

Verlag von Wilhelm Engelmann in Leipzig.

Zur Kenntnis der Natur und Bedeutung des Plastins.

Von

Dr. **Vladislav Růžička,**

Privatdozent der allgemeinen Biologie in Prag.

Frank Schwarz [1]), von dem wir immer wieder ausgehen müssen, sobald es sich um chemische Zellenuntersuchungen handelt, beschrieb als Cytoplastin eine in den meisten Agentien unlösliche Substanz des Cytoplasmas, die er in morphologischer Beziehung als unverdaubaren, in »Form eines kleinen, geschrumpften Sackes, der beträchtlich weniger Substanz darstellt als das Cytoplasma der lebenden Zelle« [2]) auftretenden Rest der Verdauungsprobe hinstellte. Zugleich wies er ihm eine Stellung nahe dem Reinkeschen Plastin [3]) an.

Den letzteren Namen gab denn auch Zacharias [4]) einer Substanz, welche sich dem Cytoplastin Schwarzs analog verhält, jedoch nicht nur im Cytoplasma, sondern — wie Zacharias angibt — auch im Kerne enthalten ist, in welchem sie nicht nur die Grundsubstanz, sondern auch die echten Nucleolen bilden soll.

Das Plastin ist somit keineswegs ausschließlich im Cytoplasma enthalten, sondern ist nach Zacharias Bestandteil sowohl des Cyto- als des Caryoplasmas, in welchen beiden er konstant vorhanden ist. Das Plastin ist sowohl eine Kern- als auch eine Plasmasubstanz (in morphologischer Beziehung).

Daraus ergibt sich vor allem mit aller Klarheit, daß man das Plastin in keiner Weise dazu benutzen kann, um aus seiner Anwesenheit den Schluss zu ziehen, daß das betreffende

---

[1]) Die morphol. u. chem. Zusammensetzung des Protoplasmas. Breslau 1887.
[2]) Ibid. S. 180.
[3]) Ibid. S. 125.
[4]) Botan. Ztg. 45. 1887.

plastinhaltige Gebilde cytoplasmatische Anteile besitzt. Das zur mikrochemischen Differentialdiagnose zwischen Kern und Plasma notwendige Charakteristische ist, wie ich weiter unten zeigen werde, anderwärts zu suchen.

Jedenfalls aber erscheint es mir klar, daß die Gegenwart und Bedeutung des Plastins in der Zelle eine Erklärung erheischt.

Meiner Ansicht nach wäre es nicht ausgeschlossen, daß man auf Grund der chemischen Reaktionen des Plastins im Zusammenhange mit seiner Lokalisation und seinen morphochemischen Umwandlungen im Organismus bereits jetzt auf die biologische und cytologische Bedeutung desselben schließen könnte.

Man hat freilich gleich von Beginn an Versuche gemacht, um das Plastin mit bekannten Eiweißverbindungen zu identifizieren. Der Erfolg dieser Bemühungen war im wesentlichen negativ. So haben Reinke und Rodewald[1]) das Plastin den Fibrinen angereiht, zugleich jedoch aufmerksam gemacht, daß es sich von ihnen durch seine Unverdaulichkeit im Magensafte unterscheidet, und angegeben, daß es wahrscheinlich noch feste Fettsäuren, Lecithin, Cholesterin u. a. enthalte.

Die im Plastin eventuell vorhandenen Fette nnd Lipoide können jedoch sicherlich keineswegs eine Identifizierung bestimmend beeinflussen, weil das durch Magensaftverdauung gewonnene Plastin nach Einwirkung von Äther oder Äther-Alkohol keine sichtbare Veränderung sehen läßt.

Schwarz hat das Plastin den Proteinen zugerechnet und die Ansicht ausgesprochen, daß es mit den Albuminen sehr nahe zusammenhängt. Wie man sich den Zusammenhang des Plastins mit Eiweißverbindungen zu denken habe, geht aus der Darstellung Zacharias' hervor.

Zacharias hat nämlich — wir wollen es vorläufig ununtersucht lassen, ob mit Recht oder mit Unrecht — das Schwarzsche Linin mit dem Plastin identifiziert; infolgedessen glaubte er, da das Linin eine Kernsubstanz ist, das Plastin als das unlösliche Nuclein Mieschers auffassen zu dürfen. Außerdem hat auch Schmiedeberg die Vermutung ausgesprochen, daß der unlösliche Verdauungsrückstand aus unlöslich gewordenem Nucleoproteid besteht. Diese Ansicht wurde zur allgemeinen. So finden wir die Behauptung, daß das Plastin ein

[1]) Zitiert bei Schwarz, l. c. S. 125.

Nuclein sei bei Carnoy[1]), Malfatti[2]), Magnus[3]), Heidenhain[4]) u. a. wieder.

Indessen muß ich eine solche Identifizierung des Plastins mit dem Nuclein für zweifellos irrtümlich erklären. Sie basiert nur auf der Unverdaubarkeit dieser beiden Substanzen in Pepsin-Salzsäure, auf die übrigen Reaktionen aber wird keine Rücksicht dabei genommen. Die Nucleine aber sind z. B. in verdünnten Alkalien und Trypsin leicht löslich. Ganz besonders gilt dies von der Nucleinsäure, von deren Eigenschaften sich die Merkmale der echten Nucleine vorwiegend herleiten. Demgegenüber wird das typische Cytoplastin von den erwähnten Agentien in keinerlei Weise verändert.

Es könnte weiterhin daran gedacht werden, daß das Plastin ein Nucleoalbumin sei, auf welche Idee eine Bemerkung bei Bottazzi-Boruttau[5]) hinzuweisen scheint. Doch ist eine solche Identifizierung schon aus dem Grunde undenkbar, weil das Plastin kein vorübergehendes Verdauungsprodukt der Pepsinsalzsäure darstellt und — wie bereits erwähnt — auch vom Trypsin nicht gelöst wird.

Die Protamine, an welche man vielleicht auch denken könnte, kommen bei einem Vergleiche gleichfalls nicht in Betracht, weil sie sowohl keinen Schwefel enthalten als auch im Trypsin verdaut werden, also bereits in diesen zwei wichtigen Dingen von dem Plastin abweichen, ungeachtet der sonstigen Abweichungen der Elementaranalyse.

Trotzdem das Plastin bislang makrochemisch nur zweimal[6]) untersucht worden ist, kann man es doch bei Berücksichtigung der von verschiedenen Autoren gemachten Angaben, mit gewissen Eiweißstoffen in Analogie bringen.

Vergleichen wir nur die Reaktionen des Plastins mit denen einiger anderer Verbindungen, welche in Betracht kommen können! Ich stelle sie des leichteren Vergleiches wegen nachstehend tabellenweise nebeneinander:

---

[1]) La biologie cellulaire. Lierre 1884.

[2]) Ber. d. Naturhist. mediz. Vereins. Innsbruck 20. 1891/92.

[3]) Encycl. der mikr. Technik. II. 1903. S. 1377.

[4]) Plasma und Zelle. Jena 1907. S. 137.

[5]) Physiologische Chemie. Leipzig, Wien 1904. Bd. II. S. 7.

[6]) Meine eigenen (an einem andern Orte zu publizierenden) Analysen nähern sich den Resultaten derselben jedoch ganz auffällig.

	Plastin	Keratin	Reticulin	Nuclein	Nucleinsäure
Wasser (kalt) .	unlöslich	unlöslich	unlöslich	—	wenig löslich
20% NaCl . .	»	—	—	löslich	löslich
Kalilauge 1%	»	unlöslich	unlöslich	löslich	»
» conc.	»	unlöslich insbesondere das Neurokeratin	—	—	—
Essigsäure 1%	—	unlöslich	unlöslich	unlöslich	unlöslich
» 3%	unlöslich	»	»	»	»
» conc.	quellend-unlöslich	»	—	—	—
Salzsäure 1%	unlöslich	»	unlöslich	unlöslich	unlöslich
» 20%	»	»	—	löslich	—
» conc.	»	»	—	»	löslich
Pepsin	»	»	unlöslich	unlöslich	unlöslich
Trypsin . . .	»	»	»	größtenteils löslich	leicht löslich

Zu dieser Tabelle möchte ich vor allem bemerken, daß sie bezüglich der Einwirkung der konzentrierten Salzsäure auf das Plastin von den Angaben Zacharias' (1887) differiert. Der genannte Forscher hat nämlich die Löslichkeit des Plastins in jenem Reagens betont. Meine Versuche haben dagegen Unlöslichkeit ergeben, und zwar selbst nach 24stündiger Wirkung der rauchenden HCl. Dieses Ergebnis erscheint insofern begreiflich, als das in morphologischer Beziehung analoge Neurokeratin der Markscheiden der Nervenfasern selbst in rauchender Salpetersäure so unlöslich erscheint, daß dieses Mittel zu seiner Isolierung verwendet wird. Übrigens hat auch Zacharias die Unlöslichkeit des Plastins in konzentrierter Salpetersäure feststellen können[1]).

Um nun auf den Vergleich der obengenannten Stoffe zurückzukommen, so sehen wir, daß eine Identifizierung des Plastins mit den Nucleinen unmöglich durchgeführt werden kann. Eine ganze Reihe von Reaktionen der letzteren ist bei dem Plastin unauffindbar.

Hingegen zeigt es mit dem Keratin und Reticulin ganz auffallende Kongruenzen; sämtliche Reaktionen ergeben übereinstimmende Resultate. Ich will jedoch aus diesem Umstande keineswegs auf eine Identität des Plastins mit den genannten Stoffen schließen, was ja umso weniger zulässig wäre, je mehr Bedacht wir auf die bereits

[1]) Bot. Ztg. 1881. S. 172 ff.

jetzt bekannten Unterschiede zwischen dem Keratin und dem Reticulin nehmen müssen.

Eines aber glaube ich einwandfrei tun zu können. Ich glaube nämlich den Schluß ziehen zu dürfen, daß der kongruente Ausgang aller angeführten Reaktionen der besprochenen Stoffe auf die gemeinsame Zugehörigkeit derselben zu einer umschriebenen Gruppe chemischer Stoffe oder wenigstens auf einen nicht allzu fernen Abstand des Plastins von derselben schließen läßt.

Als diese Gruppe sind die Albuminoide zu bezeichnen.

Es ist zwar freilich bis jetzt behauptet worden, daß die Zellsubstanz keinerlei Albuminoide enthalte und insbesondere, daß diese Eiweißstoffe bei den Pflanzen überhaupt nicht vorkommen. Das kann uns aber nicht befremden, wenn wir bedenken, daß man der Feststellung der Verdauungsrückstände, welche nach Abscheidung der pepsin- und trypsinlöslichen Stoffe ungelöst zurückbleiben, ein kaum nennenswertes Interesse entgegenbrachte.

Die erst vor kurzer Zeit durch Magensafteinwirkung aus Verdauungsprodukten dargestellten Plasteïne sollen zwar nach den unlängst publizierten Versuchen von Sawjalow[1]) nichts anderes sein, als reaktiviertes und coaguliertes, daher gegen die meisten Agentien ungemein resistentes Eiweiß. Dies würde mit Schmiedebergs Ansicht über die Natur des unlöslichen Verdauungsrestes der Lachsspermien übereinstimmen. Die Möglichkeit eines analogen Verhaltens hat bezüglich des Plastins bereits Schwarz[2]) gegen Zacharias ins Treffen geführt.

Von dem Plastin der Tier- und Pflanzenzellen kann das aber durchaus nicht behauptet werden. Im Gegenteile kann durch Versuche direkt gezeigt werden, daß eine solche Vermutung, so nahe sie sonst auch liegen mag, für das Plastin nicht statt haben kann.

Läßt man nämlich auf frische Zellen alkalische Trypsinlösung einwirken, welche sowohl die Eiweißstoffe als die Nucleoproteide auflöst, so bleibt trotzdem das gesamte Plastingerüst derselben erhalten. Dasselbe kann bei einer Reihe von Objekten, z. B. bei *Vaucheria*, auch durch die Einwirkung 0,5 oder 1%iger Kalilauge erzielt werden, die man selbst sechs Tage lang einwirken lassen kann, ohne daß das Plastinnetz dadurch leiden würde. In diesem Falle wird also das

[1]) Hoppe-Seylers Zschr. 54. 1907.
[2]) Bot. Ztg. · 1887.

Plastin in einer Weise dargestellt, welche eine nachträgliche Coagulierung des Eiweißes unmöglich erscheinen läßt.

Ist aber diese einmal ausgeschlossen, so müssen die in der angeführten Weise dargestellten Gebilde als präformiert angesehen werden.

Dafür sprechen auch andere Versuche. Man kann z. B. durch 1%ige Kalilauge eine trübe Suspension von Bakterien in wenig Wasser völlig klären; setzt man sodann soviel Essigsäure zu, als zur Neutralisation der Lauge notwendig, so setzt sich nach einiger Zeit (meist 18—24 Stunden) ein Niederschlag ab, welcher aus der Form nach völlig erhaltenen Bakterien gebildet wird.

Da sich hierbei die chromatischen Teile haben auflösen müssen, so bleiben nur die Plastinstrukturen übrig.

Die Unsichtbarkeit der Bakterien in der durch Kalilauge geklärten Flüssigkeit beruht vielleicht nur auf einer stärkeren Quellung des Plastinanteiles. Das starke Aufquellen des Plastins in der Kalilauge wird schon von Schwarz (S 175) erwähnt.

Diese Quellbarkeit geht dem durch Magensaftverdauung hergestellten Plastin, wenigstens bei den von mir bisher untersuchten Objekten, vielfach fast ab, zumindest ist sie bei demselben sehr oft stark herabgesetzt.

Man könnte sich versucht fühlen, die Differenz, welche sich bezüglich der Einwirkung verdünnter Alkalien auf das Plastin zwischen den Angaben von Schwarz und Zacharias kundgibt, auf den ebenerwähnten Umstand zurückzuführen.

Nach Schwarz soll nämlich das Plastin manchmal in 1%iger Kalilauge löslich sein; diesen Umstand kann ich ebenso wie Zacharias für einige Objekte, (z. B. die Erythrocyten und viele Infusorien[1]), bestätigen. Doch kann er nichts aussagen gegen die Zugehörigkeit des Plastins in die Gruppe der Albuminoide, da manche derselben, z. B. das Albumoid der Linse oder die Grundsubstanz der Chorda dorsalis, dieselbe Eigenschaft zeigen. Insbesondere hat der negative Ausfall der Reaktion mit 1%iger Kalilauge keine ausschlaggebende Bedeutung, wenn zugleich Trypsinunlöslichkeit besteht. Sind dagegen diese beiden Reaktionen negativ ausgefallen, so muß man sich noch den Ausgang der Elementaranalyse vergegenwärtigen, ev. auf das morphologische Verhalten Rücksicht nehmen.

[1] Ähnlich auch Sosnowsky, C. für Physiologie. 13. 1899.

Die erwähnten Differenzen sind nur ein Beweis dafür, daß — wie es ja auch Reinke und Zacharias ausgesprochen haben — das Plastin kein chemisch einheitlicher Körper ist, sondern in Zellen verschiedener Art wohl eine verschiedene Zusammensetzung besitzt. Zieht man die Art, in welcher sich das Plastin an den Lebensvorgängen der Zelle und der Gewebe beteiligt, in Betracht, so werden wir das begreiflich finden, da wir ja trotz der Übereinstimmung in den grundlegenden Lebensprozessen doch bei verschiedenen Zellen sehr verschiedene Chemismen und daher auch verschiedene chemische Zwischen- und Endprodukte annehmen müssen. Bezüglich seiner verschiedenen Eigenschaften verhält sich das Plastin ebenso wie die Albuminoide, die, obwohl sie überall Grundsubstanzen oder Hüllen bilden, doch in ihrer chemischen Detailzusammensetzung differieren.

Aus den in der obigen Tabelle wiedergegebenen Löslichkeitsverhältnissen des Plastins geht hervor, daß dasselbe bezüglich der Löslichkeit in den angeführten Reagentien mit dem Keratin und Reticulin so übereinstimmt, daß der Schluß auf seine Zugehörigkeit zu der Gruppe der Albuminoide wohl gestattet sein dürfte.

Die Übereinstimmung der Löslichkeitsverhältnisse allein würde freilich zu einer solchen Schlußfolgerung nicht berechtigen.

Daß es sich jedoch tatsächlich um ein Albuminoid oder um eine den Albuminoiden nahestehende Verbindung handeln dürfte, scheint sowohl die den Albuminoiden analoge außergewöhnliche Resistenz des Plastins gegen die vehementesten Agentien, als auch die auffallende mikrochemische wie morphologische Übereinstimmung dieses Stoffes mit dem bereits etwas besser bekannten Neurokeratin anzudeuten.

Ein gleicher Schluß darf, wie ich glaube, auch aus einem Vergleiche der Elementaranalysen des Plastins und der in Frage kommenden Verbindungen gezogen werden.

Ich stelle eine Reihe solcher Analysen nachstehend in der Tabelle S. 594 zusammen.

Aus dieser Zusammenstellung geht vor allem hervor, daß das Plastin jedenfalls den unter dem Namen Albuminoide und Albumoide zusammengefaßten Stoffen näher steht als den Nucleinen. Dies ergibt sich sowohl aus einer Betrachtung des Kohlenstoffs als auch des Wasserstoffs und Sauerstoffs. Bereits Reinke[1]) hat darauf auf-

[1]) Die chem. Zusammensetzung des Protopl. von Aethal. septicum. 1881. S. 51.

		C	H	N	P	S	O	
Albuminoide	Plastin aus Aethal. sept.	53.49	7.22	11.92	+	+	+	Reinke-Rodewald
		53.5	7.22	12.0	2.15	0.33	24.81	Reinke
	Glutin aus Sehnen.	50.1	6.56	17.81	—	0.256	25.24	Van Name
		50.9	7.18	18.32	—	—	—	Scherer
	Collagen	50.75	6.47	17.86	—	—	—	Hofmeister
	Horn	50.86	6.94	—	—	3.20	—	Horbaczewski
	Haare	50.65	6.36	17.14	—	5.00	20.85	Van Laar
		49.85	6.52	16.8	—	4.02	23.2	Kühne-Chittenden
		51.16	7.22	—	—	4.44	—	Horbaczewski
	Nägel	51.00	6.94	17.51	—	2.80	21.85	Mulder
	Schalenhaut des Hühnereies	49.78	6.64	16.43	—	4.25	22.90	Lindwall
	Neurokeratin	56.11	7.33	11.46	—	1.87	—	Kühne-Chittenden
		58.45	8.02	14.32	—	2.93	—	
	Ligam. nuchae	54.32	6.99	16.74	—	—	21.94	Horbaczewski
	Elastin	54.08	7.2	16.85	—	0.3	—	Chittenden-Hart
		54.24	7.24	16.7	—	0.0	—	» »
		—	—	—	—	0.276	—	Thierfelder-Zoja
	Schildpat	54.89	6.56	16.77	—	2.22	19.56	Mulder
	Elastin (Aorta	53.96	7.03	16.67	—	0.38	—	Schwarz
		53.95	7.58	15.54	—	0.55	—	Hedin-Bergh
	Amyloid	53.58	7.0	15.04	—	—	—	Friedreich-Kékulé
		—	—	15.56	—	—	—	Schmidt
		—	—	15.53	—	1.3	—	Kühne-Rudneff
		53.01	7.0	16.20	—	1.56	—	Tschermak
Albumoide	Ichthylepidin	—	—	15.98	—	1.09	—	Mörner
	Linse	53.12	6.8	16.62	—	0.79	—	»
	Membranin	—	—	14.10	—	0.9	—	»
	Sarkolemm	52.63	7.16	15.84	—	1.2	—	Holmgren
		52.98	7.4	16.66	—	1.3	—	»
	Hornschicht des Vogelmagens	53.21	7.17	15.78	—	1.13	—	Hedenius
	Retikulin	52.88	6.97	15.63	0.34	1.88	—	Siegfried
Nuclein	Lachssperma	37.32	4.21	15.24	9.62	—	33.59	Miescher-Schmiedeberg
	Störsperma	—	—	—	9.33	—	—	Noll
	Sceigelsperma	—	—	15.34	9.59	—	—	Matthews
	Hefe	34.07	4.31	16.03	9.04	—	—	Miescher-Schmiedeberg
	Pankreas	34.17	4.39	18.02	7.67	—	35.56	Bang
	Thymus	—	—	—	9.94	—	—	Lilienfeld
Nucleinsäure	Milchdrüse	31.94	4.07	14.65	8.48	—	—	Mandel-Levene
	Milz	34.94	4.57	15.30	8.48	—	—	Levene
	Pankreas	—	—	—	5.2	—	—	Hammarsten
	Hefe	40.81	5.38	15.98	6.19	0.38	—	Kossel

merksam gemacht, daß das Plastin weniger Stickstoff enthalte als die Eiweißstoffe und auch als die Albuminoide. Tatsächlich enthält nur das Neurokeratin eine annähernde Stickstoffmenge. Aber eben das Neurokeratin ist eine Substanz, die morphologisch dem Plastin anderer Zellen ungefähr entspricht und zu denjenigen Albuminoiden gehört, welche in keiner Grundsubstanz enthalten sind, sondern in Gebilden, die mit zu speziellen Zwecken transformierten Zellen korrespondieren. Was auffällt, ist der geringe Prozentsatz des Schwefels, doch kennen wir typische Albuminoide, die gleichfalls nicht mehr Schwefel enthalten. Die Gegenwart von Phosphor ist jedenfalls von großer Wichtigkeit. Wir kennen bis jetzt nur ein einziges Albuminoid, das phosphorhaltig ist, wenn auch in sehr geringem Maße, — es ist das von Siegfried analysierte Reticulin der Darmschleimhaut. Jedenfalls enthält aber das Plastin zu wenig Phosphor, als daß man es deßhalb den Nucleinen beirechnen könnte.

Aus dem Vorhandensein des Phosphors und dem geringeren Stickstoffgehalt hat Reinke[1]) gefolgert, daß das Plastin das Produkt der Synthese eines Eiweißstoffes mit Nuclein, bei welcher der Eintritt einer größeren stickstoffreien Gruppe erfolgt, darstelle.

Dem sei nun wie ihm wolle; das eine ist jedoch klar, daß das Plastin in seinen chemischen Eigenschaften entschieden mehr auf die Seite der Albuminoide als auf die Seite der Nucleine hinneigt.

Die große Verwandschäft des Plastins mit den Albuminoiden wird aber weiterhin durch die biologische Bedeutung desselben in den Zellen scharf beleuchtet. Zur Präzisierung der letzteren gelangen wir, indem wir uns vor allem der Aufgabe der Albuminoide im Tierkörper überhaupt erinnern.

Überall nämlich, wo wir im Organismus auf Albuminoide stoßen, finden wir sie in den Gerüst- und Hüllsubstanzen sowie in den Grundsubstanzen der Gewebe.

Das Plastin gehört, soweit bekannt, allen Zellen an, es bildet in gewissem Sinne das formbildende Substrat derselben. Das merkt man z. B. am besten an den elliptischen Blutkörperchen des Frosches, bei welchen das in Form eines die Peripherie des Erythrocyten umgrenzenden Reifens und einer, wie es scheint, strukturlosen oder höchstens sehr engmaschig genetzten Füllmasse im Cytoplasma

[1]) Ein Beitr. zur physiol. Chemie von Aethal. septicum. 1883. S. 1.

ausgebreitete Plastin die äußere Form selbst nach sehr langem Verweilen im Magensaft erhält.

Man müßte sich demnach in Anbetracht dieser allgemeinen Gegenwart des Plastins mit dem Gedanken versöhnen, daß die Zellsubstanz trotz gegenteiliger Angaben doch Albuminoide oder deren nahe Vorstufe enthalte.

Nur in großen Rissen kann ich den Weg skizzieren, auf welchem cytologische Beobachtungen diesen Gedanken stützen.

So dürfte uns eine Betrachtung des Verhornungsprozesses in den Epidermiszellen sowie überhaupt der Bildung des Elastins und Collagens im Organismus demselben näherbringen. Sämtlich werden diese Albuminoide auf eine direkte Umwandlung der Zellsubstanz zurückgeführt (O. Hertwig, Flemming). Dies würde sicherlich begreiflicher erscheinen, wenn gezeigt werden könnte, daß die Zellsubstanz einen Stoff enthält, der jenen Albuminoider nahesteht. Das kann aber nunmehr durch einen Hinweis auf das Plastin geschehen.

Diese Gedanken können im Einklange mit den Tatsachen noch weiter ausgesponnen werden.

Es scheint mir einigermaßen verwunderlich, daß man, nachdem die Gegenwart von Albuminoiden in den Zellen der Gewebe verneint worden ist, während man sie in der Grundsubstanz der Gewebe nachzuweisen vermochte, nach keiner den Übergang zwischen den Proteiden der Zelle und den Albuminoiden der Grundsubstanz vermittelnden Verbindung gesucht hat. Bildet sich ja doch die Grundsubstanz aus den Zellen, und die Grundsubstanz besitzt umgekehrt die Fähigkeit, auf gewisse trophische Reize (meistens pathologischen Charakters) hin, sich wieder in Zellen zu metamorphosieren. Alle diese Vorgänge würden sicherlich begreiflicher erscheinen, sobald durch den Nachweis der Zugehörigkeit des Plastins in die Gruppe der Albuminoide oder ihre Nähe für den morphologischen Metabolismus der lebenden Masse[1]) eine gemeinsame stoffliche Grundlage geschaffen würde.

Dieser Auffassung des Plastins könnte man vielleicht den Umstand entgegenstellen, daß — nach Zacharias — auch der Kern Plastin enthalte, obwohl er mit der Umwandlung der Zelle in Grundsubstanz direkt nichts zu tun hat. Dieser Widerspruch ist jedoch nur scheinbar. Es läßt sich ihm durch die Annahme begegnen, daß die Gegenwart des Plastins in den Zellen als der Ausdruck der

[1]) Vlad. Růžička, Struktur und Plasma. J. F. Bergmann. Wiesbaden 1907.

Umwandlungsfähigkeit der labileren Protoplasmaverbindungen in die stabileren der Grundsubstanz überhaupt anzusehen ist.

Durch eine solche Annahme kann nämlich der Zusammenhang einer großen Reihe von Tatsachen erklärt werden, welche jener Annahme eine feste Stütze verleihen.

Einen direkten Fingerzeig bietet für dieselbe vor allem die charakteristische Festigkeit des Molekularverbandes der Albuminoide, wenn wir dieselbe mit der Tatsache, daß die Albuminoide überall Gerüstsubstanzen darstellen, in Zusammenhang bringen. Die albuminoidhaltigen Grundsubstanzen bilden nämlich das letzte Differenzierungsprodukt der Ontogenese; je älter ein Organismus, desto mehr Grundsubstanzen enthält er (verhältnismäßig). Es ist ganz klar, daß die Bildung der Grundsubstanzen direkt mit der Bildung von sehr komplizierten Eiweißverbindungen verbunden ist, während die weniger komplexen — wie man sie als verschiedene Albumine und Nucleoproteide im Protoplasma findet — zurückgehen. In diesem Sinne stellen die Albuminoide die komplexesten Eiweißstoffe des Organismus dar.

Der besprochene Vorgang muß nicht gerade als ein im biologischen Sinne progressiver aufgefaßt werden. Denn es werden durch denselben Formationen gebildet, die mit zu den am wenigsten tätigen im Organismus gehören, die oft außerordentlich starke Reize erheischen, um ihr Lebensvermögen reger zu entfalten, ja, die sogar — wie meine Beobachtungen an den sporoiden Körpern des Bact. Anthracis zeigen — dem Tode entgegeneilen. Wir sehen somit bei der Bildung der Grundsubstanzen hochkomplexe Eiweißverbindungen entstehen, sehen, wie sich die labileren Verbindungen der Nucleoalbumine und Nucleoproteide der Zellen in die stabileren der Albuminoide (und vielleicht auch der Albumoide) verwandeln.

Der umgekehrte Prozeß geht bei der Zellbildung von statten. Dies ist am deutlichsten an Zellen zu beobachten, deren Kerne normalerweise viel Oxychromatin enthalten, also zum größten Teil aus Plastin gebildet sind, wenn man sie künstlich zur Vermehrung bringt. Also z. B. an den Nervenzellen der entzündeten Hirnrinde. Da sieht man, daß das Oxychromatin ihres Kerns in dem Maße schwindet, in welchem sich das Basichromatin vermehrt. Und da wir aus den Untersuchungen R. Hertwigs wissen, daß der Teilungsreiz dadurch zustande kommt, daß sich die Kernsubstanz in einer die normale Kernplasmarelation störenden Weise vermehrt, somit das Chromatin

auf Rechnung des Cytoplastins wachsen muß; da weiterhin bekannt ist, daß am Beginne der Mitose auch der relativ viel Plastin enthaltende Nucleolus dem Schwunde anheimfällt und eine Reihe von Untersuchungen (Wendt, Kossinski, Flemming u. a.) es wahrscheinlich macht, daß die Nucleolen wenigstens zum Teil in die Substanz der in Bildung begriffenen Chromosomen übergehen, so bemerken wir aus all diesem, daß bei der Zellbildung vor allem aus Stoffen der Zellsubstanz, welche den hochkomplexen Albuminoiden nahestehen, die einfacheren Verbindungen der Nucleine aufgebaut werden.

Meine Auffassung des Plastins als eines Aufbauproduktes der Stoffwechselvorgänge in der lebenden Masse läßt es somit begreiflich erscheinen, daß wir das Plastin sowohl im Cytoplasma als auch im Kerne vorfinden.

Durch diese meine Auffassung des Plastins vermögen wir auch die Sporenbildung der Bakterien zu erklären und die latente Vitalität der Sporen und deren hohe Widerstandsfähigkeit zu begreifen; durch Einwirkung bestimmter äußerer Einflüsse wird der Chemismus der Bakterie in Bahnen gezwängt, auf welchen in die Moleküle der dieselbe zusammensetzenden Nucleoproteide Gruppen gedrängt werden, die zum Aufbaue von den Albuminoiden nahestehenden Verbindungen führen. Wie ich nämlich gezeigt habe[1]), besteht die Spore aus Stoffen, welche dem Kernlinin (nach der Terminologie von Zacharias dem Plastin) entsprechen. Die Spore stellt somit ein Umwandlungsprodukt dar, das aus stabileren Molekularverbänden zusammengesetzt, und daher formarm und an die Bedingungen eines herabgesetzten Stoffwechsels angepaßt erscheint, wodurch die für die Spore charakteristische Dauerfähigkeit und Widerstandskraft ihre Erklärung erlangt. Solchermaßen begreifen wir auch, wieso es kommt, daß sich diese Dauerformen in vielem genau so verhalten, wie die Grundsubstanzen der Gewebe eines ausgewachsenen Wirbeltieres.

Es ist bekannt, daß die Grundsubstanzen erst auf eine aus beliebigen Ursachen erfolgende Erhöhung ihres Stoffumsatzes mit Produktion weniger komplexer und morphologisch als Zellbildungen sich äußernder Eiweißverbindungen antworten. Diese Tatsachen entstammen dem Studium pathologischer Vorgänge, hauptsächlich der Entzündungen. Die übereinstimmenden Mitteilungen von Stricker, Spina u. a., welche von Grawitz und seiner Schule mit Hilfe neuerer histologischer Methoden auf einem weitausgedehnten Objektenpark

[1]) Der morphol. Metabolismus des lebenden Protoplasmas. Arch. f. Entwicklungsmech. Bd. XXI. 1906.

bestätigt worden sind, berichten, daß dabei vor allem chromatinhaltige Kernbildungen in der Grundsubstanz auftauchen, die sich erst später mit einem Zelleibe umgeben. Besonders in den Arbeiten der Grawitzschen Schule sind Abbildungen enthalten, welche diese Tatsache treffend illustrieren.

Es ist demnach sicherlich nicht ohne Interesse, sich zu vergegenwärtigen, daß auch die mikrochemisch aus Plastin bestehende Spore sofort Chromatin zu produzieren beginnt, sobald sie in gute Stoffwechselverhältnisse gelangt.

Nicht minder weisen auch die Vorgänge in secernierenden Drüsenzellen auf analoge Prozesse hin, wobei nicht zu vergessen ist, daß die allgemeinen Bedingungen, in welchen sich das Protoplasma solcher Zellen befindet, denjenigen analog sind, welche für die oben erwähnten Fälle zutreffen, nämlich daß es sich um eine Steigerung der Stoffwechselvorgänge handelt.

Während man nämlich nach abgelaufener Secretion das Cytoplasma der Drüsenzellen homogen und aus einem achromatischen Stoff, also vorwiegend aus Plastin bestehend, im Kerne aber den viel Plastin enthaltenden Nucleolus vorfindet, so kommt es bei Erhöhung des Stoffwechsels zu Secretionszwecken zur Vergrößerung des Kerns, zur Vermehrung des Chromatins, mit welcher eine Vergrößerung und Distribuierung des Nucleolus parallel einhergeht, die Kernsubstanz tritt sogar in das Cytoplasma über; darauf folgt die Umwandlung des im Cytoplasma befindlichen Chromatins in das Plastin, der Rückgang des Chromatins im Kerne und die Wiederbildung der Nucleolen. Kurz, der ganze Prozeß ist wiederum durch Aufbau von weniger komplexen Nucleinverbindungen auf dem Höhepunkte der Secretion ausgezeichnet, wobei das hochmolekulare Plastin des Nucleolus schwindet und auch im Zelleib durch chromatische Bestandteile (Chromidien) ersetzt wird, während das Stadium der Ruhe ganz entsprechend den früher erwähnten Fällen durch Zurückgehen der einfacheren Nucleinverbindungen und Wiederauftauchen der hochmolekularen Plastinbildungen charakterisiert wird.

So könnte ich noch viele Beobachtungen anführen, welche in analoger Weise den Beweis zu liefern scheinen, daß sich das Plastin der Zelle an den Lebensvorgängen derselben in der gleichen Weise beteiligt wie die Grundsubstanz an den Lebensvorgängen der Gewebe.

Da es sich vorwiegend um Prozesse handelt, welche in direkter Abhängigkeit von der Intensität des Stoffwechsels zutage treten, so

wird man den Schluß, daß sie sich wohl in Substanzen von analoger, gewiß nicht sehr fernstehender Beschaffenheit, auf welche ja auch die Übereinstimmung in den Resistenzreaktionen und in bedeutendem Maße auch die Übereinstimmung der elementaren Analyse hinweist, verlaufen, gewiß nicht unplausibel finden.

Eine weitere Analogie zwischen den albuminoidhaltigen Grundsubstanzen und dem Plastin glaube ich auch von dem Verhalten sehr alter und sehr junger Zellen desselben Organismus ableiten zu dürfen.

Es waren mir schon seit langem vereinzelte Angaben aufgefallen, welche auf gewisse Unterschiede in der chemischen Beschaffenheit zwischen dem Cytoplasma junger und alter Zellen hinzuweisen schienen.

So hat Sachs[1] die Biuretreaktion zwar von jungen, nicht aber von erwachsenen Zellen erhalten können. Da die Kerne die Biuretreaktion nicht geben, so kann sich diese Angabe nur auf die Zellleiber beziehen; sie besagt, daß in den Körpern alter Zellen vorwiegend eine Substanz enthalten ist, welcher — entgegen der in jungen Zellen enthaltenen — eine wichtige Eiweißreaktion abgeht.

Desgleichen hat Schwarz[2] die Aussage gemacht, daß in pflanzlichen Zellen außer dem Cytoplastin kein Eiweißkörper nachzuweisen ist, mit Ausnahme der jüngsten Zellen.

Eine weitere einschlägige auffällige Tatsache ist die, daß jüngere Kerne einen weit größeren Grad von Löslichkeit in Pepsinsalzsäure besitzen als ältere, woraus geschlossen werden kann, daß die jungen Kerne viel weniger von den im Magensaft unlöslichen Verbindungen enthalten als die alten.

Ich glaube nun die eben erwähnten Differenzen damit erklären zu dürfen, daß die jungen Zellen relativ viel weniger Plastin enthalten als die alten, so daß in den letzteren die Eiweißreaktionen dürftig oder selbst negativ ausfallen. Der negative Ausfall ist umso begreiflicher, als es sich vielfach um Farbenreaktionen handelt, die im mikroskopischen Präparate kaum jemals völlig unzweifelhafte Resultate ergeben; außerdem steht zu berücksichtigen, daß die Albuminoide, in deren Bereich ich das Plastin rechnen zu dürfen glaube, keineswegs stets alle Reaktionen der nativen Eiweiße geben.

Aber auf Grund einer Reihe von Beobachtungen der verschiedensten Objekte glaube ich behaupten zu dürfen, daß das Altern der

[1] Flora 1862. S. 290.

[2] Die morph. u. chem. Zusammensetzg. des Protoplasmas. S. 170.

Zelle mit einer gesteigerten Produktion des Plastins einherschreitet. So kann man diesbezüglich beispielsweise schon zwischen jungen und alten Individuen von *Chlamydomonas Reinhardii* oftmals ganz bedeutende Differenzen konstatieren. Erinnert sei auch an das Verhalten des *B. Anthracis* auf glyzerinhaltigem Nährboden, bei welchem ich mit fortschreitendem Altern der Kultur stets mehr und mehr Plastinbestandteile festzustellen vermochte.

Noch auffallender tritt diese Tatsache bei den Umwandlungen des Embryosackes der Liliaceen zutage. Bekanntlich verbinden sich nach vollendetem Wachstum des Embryosackes die Kerne dieses Syncytiums mit radiär ausstrahlenden Fäden, die auf einem späteren Entwicklungsstadium in der Mitte zwischen je zwei Kernen Anschwellungen zeigen. Diese Verdickungen verbinden sich zu kontinuierlichen Lagern, welche in Zellform die einzelnen von je einem Kerne »beherrschten« Rayons abgrenzen. Das Ganze hat dann dasselbe Aussehen wie beispielsweise ein sehr junger Knorpel, dessen Grundsubstanz zwischen den einzelnen Knorpelzellen nur dünne Lamellen bildet. Nach Untersuchungen, die ich in Gemeinschaft mit Herrn Phil. cand. A. Ambrož über die Beschaffenheit jener Fäden und Zellmembrananlagen unternommen habe, bestehen nun diese Bildungen aus einem Stoffe, welcher die charakteristischen Reaktionen des Plastins gibt[1]). Wir haben hier jedenfalls einen Vorgang vor den Augen, welcher in der auffallendsten Weise an die Bildung der Grundsubstanz erinnert; wir bemerken jedoch weiterhin auch, daß diese Bildung durch einen Stoff geschieht, der den die Grundsubstanzen sonst bildenden Albuminoiden außerordentlich nahesteht; sodann kann uns der Umstand nicht entgehen, daß diese Substanz sich in dem Protoplasmabelag des Embryosackes am Schlusse des beschriebenen Vorganges in einer viel größeren Menge vorfindet als am Beginne desselben.

Ich hebe dieses Verhalten des Plastins im Laufe des Lebensprozesses der Zellen aus dem Grunde hervor, weil es dem Verhalten der albuminoidhaltigen Grundsubstanzen der Gewebe analog ist. Auch die Grundsubstanzen beginnen sich erst in einem späteren Entwicklungsstadium der Organanlagen zu bilden und sind in jüngeren Stadien viel weniger entwickelt als in älteren. Gewiß kommt diesem Verhalten keine andere biologische Bedeutung zu als die der Umwandlung labilerer Eiweißverbindungen in stabilere.

[1]) Derschau hat (Beiheft zum Bot. Centralbl. 22. 1907) die radiären Fäden auf Grund morphologischer Untersuchungen als Lininfäden bezeichnet.

Zugleich mit diesem Umstand dürfte wohl noch ein andrer erwähnenswert sein, der besonders bei der Betrachtung der Grundsubstanzen in die Augen springt; wir finden nämlich in den letzteren sehr oft entweder anorganische oder solche Substanzen eingelagert, welche die Bedeutung von Stoffwechselprodukten (ev. Reservestoffen) besitzen. So finden wir in der Grundsubstanz der Knochen Kalk- und Magnesiasalze, im Bindegewebe Fett, in Haaren, Federn, Hufen usw. Cholesterin, in verschiedenen Deckorganen Cellulose (im Tunikatenmantel, Schlangenhaut, Arthropodenpanzer), in der Nabelschnur ein Mucoid usw. Es wird gewiß kein zufälliger Zusammenhang sein, daß sich die Cellulose der Pflanzenmembranen in einem (wie in dem obenangeführten Beispiele des Embryosackes gezeigt worden ist) plastinhaltigen Substrat ablagert; daß nach Overton die semipermeable Zellhaut von Lipoiden gebildet sein soll, während sie nach Schwarz (l. c. S. 160ff.) aus Plastin besteht; daß die Stromata der roten Säugerblutkörperchen nach Pascucci so viel Lipoide enthalten, während ich sie aus einer lininartigen Substanz zusammengesetzt fand[1]); daß die Markscheiden der Nervenfäden viel Myelin und gleichzeitig ein mächtiges Neurokeratinnetzwerk bergen[2]); daß sich die Stärkekörner in dem vorwiegend aus Plastin bestehenden Substrate der Trophoplasten befinden; daß, wie Goldschmidt[3]) gezeigt hat, das Substrat der Glanzkörper des *Pelomyxa*-Leibes aus Plastin besteht, während sie nach Stolc[4]) glykogenhaltig sind usw.

Sicherlich kann man sich bei der Analogisierung des Plastins mit den albuminoidhaltigen Grundsubstanzen auch auf diesen Umstand berufen.

Fasse ich nunmehr alles zusammen, so glaube ich mit Hinblick auf die von mir angeführten vielfachen gemeinsamen Eigenschaften bei der oben geäußerten Vermutung verharren zu dürfen, daß das Plastin als eine zur Gruppe der Albuminoide oder in deren nächste Nähe gehörige Verbindung aufzufassen sei.

Wenn wir nun die obigen Darlegungen zur differentiellen Kennzeichnung des Caryo- und Cytoplasmas benutzen wollen, so ergibt sich vor allem als logisches Postulat, daß das Plastin, als den beiden

---

[1]) Anat. Anz. Bd. XVIII. 1906.

[2]) Hierbei ist zu beachten, daß, wie Stricker und Unger gezeigt haben, das Keratinnetz früher gebildet wird, als das Myelin.

[3]) Arch. f. Protistenk. 5. 1905.

[4]) R. č. akademie. IX. 24. 1900.

gemeinsam, von den Kriterien der Differentialdiagnose ausgeschlossen werden muß.

Ist dies aber einmal geschehen, so unterscheidet sich der Kern von dem Cytoplasma bloß durch die Gegenwart von im Magensafte unlöslichen, Alloxurbasen als Spaltungsprodukte liefernden, basische Farbstoffe substantiv annehmenden Eiweißstoffen. Das mikrochemische Hauptkriterium des Kerns bleibt somit nach wie vor: die Unverdaubarkeit durch Pepsinsalzsäure.

In mehreren Arbeiten habe ich die Ansicht verteidigt, daß die Bakterien sich wie Kernen analoge Gebilde verhalten. Es ist augenscheinlich, daß diese Schlußfolgerung von den oben entwickelten Ansichten über die Rolle und Bedeutung des Plastins in keiner Weise berührt wird.

Zur Konjugation der Chromosomen.

Von

R. Fick.

(Aus dem Anatomischen Institut der Deutschen Universität Prag.)

In den Schriften der norwegischen Wissenschaftlichen Gesellschaft[1]) haben A. u. K. E. Schreiner soeben unter dem Titel: »Gibt es eine parallele Konjugation der Chromosomen? Erwiderung an die Herren Fick, Goldschmidt und Meves« in eingehender, sachlicher Weise gegen meine Besprechung ihrer Konjugationsdarstellung in Merkel-Bonnets Ergebnissen für 1906 (1908) Stellung genommen. Da die geehrten Autoren meine Bemerkungen teilweise nicht ganz richtig gedeutet haben, möchte ich meine Anschauungen über diese Punkte an dieser Stelle noch einmal auseinandersetzen, zumal jede Diskussion zur allmählichen Herbeiführung einer Klärung in der schwierigen Konjugationsfrage wünschenswert sein dürfte. Ich sagte in Merkel-Bonnets Ergebnissen 1906 (1908)[2]) über K. u. E. Schreiners Arbeiten auf S. 63—65 folgendes: »Wohl unstreitig die gründlichsten neueren Untersuchungen über die »Konjugation der Chromosomen« sind die von A. u. K. E. Schreiner[3]) und ich habe durch das außerordentlich liebenswürdige Entgegenkommen des geschätzten Autorenpaares die

[1]) A. u. K. E. Schreiner, »Gibt es eine parallele Konjugation der Chromosomen? Erwiderung an die Herren Fick, Goldschmidt u. Meves.« Mit drei Tafeln (Videnskabs-Selskabets Skrifter. I. Math. Naturw. Klasse 1908. Nr. 4, Kristiania bei Jacob Dybwald).

[2]) R. Fick, Vererbungsfragen, Reduktions- und Chromosomenhypothesen, Bastardregeln. In: Merkel-Bonnets Ergebnisse für 1906 (1908). S. 1—140.

[3]) A. u. K. E. Schreiner, Neue Studien über die Chromatinreifung der Geschlechtszellen. I. Die Reifung der männl. Geschlechtszellen von *Tomopteris onisciformis*, Eschholtz. II. Die Reifung d. männl. Geschlechtsz. von *Salamandra mac.*, *Spinax niger* u. *Myxine glutinosa*. In: Arch. de Biologie von van Beneden u. van Bambeke XXII. Bd. 1905 (1906).

Gelegenheit gehabt, eine ganze Anzahl ihrer Originalpräparate eingehend zu studieren und ihre Vorzüglichkeit zu bewundern. Es ist nun gar nicht zu leugnen, daß die Darstellung der beiden Autoren, namentlich wenn man auf dem Standpunkt der Individualitäts- und Gonomeriehypothese steht, sehr viel Überzeugendes hat. Ähnliche Darstellungen geben neuerdings auch Janssens und Ira Cardiff. Und doch kann selbst ich, der ich schon vor 14 Jahren, wie eben erwähnt (R. Fick Axolotlbefruchtung, Ztschr. f. wiss. Zool. 1893), wohl als erster die Konjugation als Mittel zur Zahlenreduktion eingehend erwogen habe, bei streng objektiver Beobachtung die Schlüsse nicht für zwingend, die Auffassung der Autoren nicht für wirklich bewiesen erklären. Diese Vorsicht kann niemand verwundern, der die Schwierigkeiten dieser histologischen Fragen und Objekte aus eigener Bearbeitung kennt.

Zum wirklichen Nachweis einer die Chromosomenzahl halbierenden Parallelkonjugation gehörte natürlich vor allem der einwandfreie Beweis, daß von den nach Schreiners »konjugierenden« dünnen, körnigen Fädchen vor der Konjugation wirklich gerade 18 in den jungen Spermatocyten von *Tomopteris* vorhanden sind, aus denen durch die Konjugation neun dicke gespaltene Balken werden. Jedes der dünnen konjugierenden Fädchen der älteren Spermatocyten müßte einem der in Fig. 16, 17 und 18 gezeichneten »18« aufgelockerten »Chromatinbügel« der jüngsten Spermatocyten entsprechen. Dieser Beweis ist aber keineswegs erbracht. Im Gegenteil erscheinen schon die »18« Chromatinbügel der Fig. 18 stellenweise zweifädig. Und bei Betrachtung von Präparaten, die der Fig. 16, 17 und 20a bzw. 19 ungefähr entsprechen, hat man entschieden den Eindruck, daß vielleicht ebensoviele Doppelfadenstränge vorhanden sind, als es vorher aufgelockerte Chromatinbalken waren, d. h. also auf frühen »Konjugationsstadien« scheint noch gar keine Zahlenhalbierung, sondern umgekehrt eine Verdoppelung, eine Spaltung der 18 Chromosomenbalken stattgefunden zu haben. Nach dieser Auffassung läge also keine Zahlenreduktion durch Konjugation, sondern nur eine sehr frühe Längsspaltung, d. h. die Anlage gespaltener Chromosomen vor. Die Doppelfäden dieses Stadiums kennt man, wie aus den Zitaten auf S. 61 hervorgeht, schon lange. Man sprach eine Zeitlang immer direkt von einer der Zahlenreduktion vorangehenden Verdoppelung der Chromosomenzahl (Platner, O. Hertwig, Rückert u. a.) Neuerdings sprach auch Bouin noch von einer »Verdoppelung des Kernnetzes« auf diesem Stadium.

Ein Beweis dafür, daß dem nicht so ist, daß keine »Verdoppelung« vorliegt, sondern daß die zarten »konjugierenden Fädchen wirklich je einem der früheren 18 lockeren Chromatinbügeln entsprechen und somit ganze Chromosomenindividuen in der Normalzahl darstellen, kann aber meines Erachtens an den bisher untersuchten Objekten überhaupt gar nicht erbracht werden, weil die feinen Fädchen gewissermaßen nur in statu nascendi aus dem Ruhegerüst (u. zwar an der Polseite des Kernes, s. unten) deutlich zu sehen und bei ihrer »Konjugation« zu verfolgen sind.

Bei *Spinax* und *Myxine* geben Schreiners selbst an, daß sie weder vor noch während der »Konjugation« die Schlingen zählen konnten, und gerade auch für Ira Cardiffs Objekt (s. oben) erscheint die sichere Zählung in diesen Stadien ganz unmöglich. Überdies muß davor gewarnt werden zu glauben, die Parallelität der Fäden müsse in den Präparaten sehr leicht, gewissermaßen »auf den ersten Blick«, im Mikroskop festzustellen sein. Das ist ganz und gar nicht der Fall. Sehr oft überzeugt man sich vielmehr bei gewissenhafter Prüfung durch vorsichtigste Drehungen an der Mikrometerschraube, daß die scheinbare Parallelität oder Konfluenz bei manchen Fädchen in Wahrheit nur eine sehr schräge Kreuzung ist, man erkennt, daß das scheinbar parallele Fädchen nach Überkreuzung des andern Fädchens einen andern Weg einschlägt usw. (Hier und da drängt sich einem beim Studium der betr. Stadien auch der Querschnittsbilder der Gedanke auf, daß manchmal nicht nur zwei, sondern eventuell auch mehr Fädchen zu den Balken »konfluieren« könnten[1]); in der Mehrzahl der Fälle scheint eine solche Deutung freilich ausgeschlossen). Jedenfalls ist die exakte Analyse der Präparate nicht so leicht, als es vielleicht manchem auf den ersten Anschein nach den Abbildungen und den überzeugten Schilderungen der Autoren dünkt.

Der unbefangene Beobachter wird aus den Präparaten und Bildern, glaube ich, nur den Eindruck gewinnen können, »daß sich an der Polseite des Kernes aus dem chromatischen Netzgewirr auf der Grundlage feinster paralleler oder miteinander verflochtener Chromatinfädchen »gespaltene«, sich allmählich verdickende Chromatinbalken

[1]) Es freut mich sehr, daß A. u. K. E. Schreiner jetzt angeben, daß auch sie dieselbe Beobachtung gemacht haben, indem sie sagen (1908 S. 12 Anm.): »Vor allem schien auch uns lange der Umstand, daß sich manchmal mehr als zwei Fädchen zu einem dickeren Balken zu vereinigen schienen, die Annahme einer parallelen Konjugation direkt auszuschließen.« A. u. K. E. Schreiner halten dieses Vorkommnis neuerdings für eine fehlerhafte Reagentienwirkung.

anlegen«. Freilich ist eine solche Balkenbildung aus miteinander verschmelzenden Chromatinfibrillen bisher sonst noch nicht beschrieben. Aber diese Darstellung ist eine einfache Beschreibung der unmittelbaren mikroskopischen Beobachtung, während die Darstellung als eine »Konjugation vorher selbständiger Chromosomen nur eine unbewiesene und wohl einstweilen unbeweisbare Annahme ist. Von diesen Chromatinbalken läßt sich dann später nachweisen, daß sie nur in der halben Normalzahl vorhanden sind. Der eigentliche Mechanismus der Zahlenreduktion ist also auch durch die schönen und mühevollen Beobachtungen von Schreiners und den andern genannten Autoren keineswegs näher festgestellt.« Soweit meine Kritik in Merkel-Bonnets Ergebnissen, gegen die sich A. u. K. E. Schreiner wenden.

Die Richtigkeit dieser Sätze muß ich aber auch heute trotz Schreiners Einwendungen noch vollinhaltlich aufrechterhalten, denn auch in A. u. K. E. Schreiners neuesten Ausführungen ist keineswegs der Beweis für die Identität der telophasischen aufgelockerten 18 »Chromatinbügel« der letzten Spermatogoniengeneration mit den »konjugierenden« dünnen Fädchen der Spermatocyten erbracht, die von Schreiners behauptet wird. Wie ich betonte, (s. oben) entwickeln sich die »konjugierenden« Fädchen aus einem richtigen Ruhegerüst, das zwischen die Telophasen der Spermatogonien und die frühesten Konjugationsstadien in den Spermatocyten eingeschaltet ist. Schreiners halten (s. Tomopteris 1906 S. 13) diese Ruhestadien, d. h. die Zellen, in denen, wie sie selbst sagen »das Chromatin durch den ganzen Kern als ein feines Maschenwerk verteilt wird, an dem keine Spur der Grenzen der einzelnen Chromosomen zu erkennen ist«, für »die nächste Spermatogoniengeneration«, eine Behauptung, die ich gleich beim ersten Lesen der Abhandlung durch eine Randbemerkung beanstandete. Und das Studium der schönen Originalpräparate zeigte mir denn in der Tat, daß diese Ruhestadien ebensogut auch zur letzten Spermatogoniengeneration gehören können, d. h. daß sich die jüngsten Spermatocytenkerne aus solchen Ruhekernen ableiten. Dieselbe Meinung hat auch Meves in seiner neuen Arbeit[1]) ausgesprochen, und auch die neuen, schönen, offenbar sehr naturgetreuen Abbildungen A. u. K. E. Schreiners können natürlich gar nicht das Gegenteil beweisen,

[1]) Meves, Fr., Die Spermatocytenteilungen bei der Honigbiene nebst Bemerkungen über Chromatinreduktion. Arch. f. Mikr. Anat. Bd. 70. 1907.

weil sie nicht ein ganzes Präparat darstellen, sondern nur einige Kerne, bei denen das Chromatin nicht auf ein vollkommen »ruhendes« Gerüst verteilt ist, während dasselbe Präparat gewiß auch wirkliche »Ruhekerne« zeigt. Wegen der Einsehaltung des »Ruhestadiums« ist aber eben eine Identifizierung der 18 telophasischen Chromatinbalken der Spermatogonien mit den »Konjuganten« der Spermatocyten nicht möglich.

A. u. K. E. Schreiner sprechen ihre Verwunderung darüber aus (S. 8), daß ich in den Telophasen der Spermatogonien die aufgelockerten Balken schon für längsgespalten halte, ohne darauf aufmerksam zu machen, daß diese Meinung bereits von andern widerlegt sei und daß ich diese telophasische Längsspaltung fälschlich mit der von Rückert u. a. angenommenen Chromosomenverdoppelung identifiziere. Diese Meinung trifft nicht zu. Ich spreche vielmehr (s. oben) ausdrücklich von Andeutungen einer Längsspaltung der Stränge in Fig. 18 (16, 17, 20a, 19 Tomopteris 1906) und ähnlichen Kernen, die keine Telophasen darstellen, sondern mit Ausnahme von Fig. 16 von Schreiners selbst als Spermatocyten im Konjugationsbeginn bezeichnet werden. (Fig. 16, die Schreiners noch als »Spermatogonie in Telophase« bezeichnen, halte ich aber nach dem Studium der Originalpräparate, wie oben angedeutet, auch schon für eine Spermatocyte in Vorbereitung zur »Konjugation«). Ich sagte daher ja auch ganz ausdrücklich (s. oben), daß auf »frühen Konjugationsstadien« noch keine Zahlenhalbierung, sondern umgekehrt vielleicht eine Verdoppelung der Chromatinstränge stattfände.

Mein Hinweis auf die alten Verdoppelungsangaben »dieses Stadiums« bezieht sich daher natürlich auch durchaus nicht auf Telophasen der Spermatogonien, von denen ich gar nicht gesprochen habe, sondern auf die frühen »Konjugationsstadien« mit den von Rückert, Born und mir selbst gefundenen Zopf- usw. -figuren, wie ja auch aus meinem Hinweis auf S. 61 meiner »Ergebnisse« klar zu ersehen ist.

A. u. K. E. Schreiner meinen ferner, ich behaupte, eine Längsspaltung der einzelnen »konjugierenden« Fädchen beobachtet zu haben; auch das beruht auf einem Mißverständnis. Ich behaupte vielmehr nur, wie ich schon ausführlich auseinandersetzte, Andeutungen einer Spaltung, ein »Zweifädig« sein der ganzen Stränge in Fig. 18 (16, 17, 20a, 19) beobachtet zu haben.

Ganz ausdrücklich muß ich mich ferner dagegen verwahren, als ob ich die Abbildungen der geehrten Autoren beanstandete. Davon ist ganz

und gar nicht die Rede. Im Gegenteil nehme ich hier gern Gelegenheit, ganz besonders die Naturtreue der Abbildungen hervorzuheben, die geradezu bewundernswert ist, so daß der Kenner sich, wie auch Goldschmidt bei seiner Ablehnung der Schlüsse A. u. K. E. Schreiners[1]) betont hat, schon nach den Abbildungen allein ein gutes Bild der wesentlichen Merkmale, der Präparate machen und über sie urteilen kann. Gerade durch die klaren Abbildungen des schwierigen Objektes und die sichere Sprache der durch die Vertrautheit mit dem Objekt zu einer festen Überzeugung gelangten Autoren muß aber dem Fernerstehenden, der die Objekte nicht kennt, die ganze Frage und ihre Lösung viel einfacher erscheinen, als sie es in Wirklichkeit ist. Denn der Fernerstehende ahnt nicht, welche Schwierigkeiten es bei den einzelnen Kernen macht, zu der von den Autoren in den betreffenden Abbildungen zur Anschauung gebrachten Auffassung zu gelangen. Das ist es, wogegen ich mich wandte und wenden mußte, da ich an verschiedenen Kollegen diese Wirkung wahrnehmen konnte.

Auch meinen zusammenfassenden Schlußpassus (s. oben) haben A. u. K. E. Schreiner nicht ganz richtig aufgefaßt. Ich habe durchaus nicht angegeben, daß man im gleichen Kern alle Übergänge von den feinsten Chromatinfädchen bis zu den dicken Chromosomenbalken sehen müsse. Mein Satz soll vielmehr nur die gröbsten, absolut sicher feststehenden Tatsachen ausdrücken, daß nämlich zuerst parallele oder verflochtene feine Chromatinfädchen zu sehen sind, auf deren Grundlage sich Chromatinbalken entwickeln, die später allmählich zu dicken Balken (den bekannten »Doppelchromosomen«) werden, von denen sich eben erst später wirklich mit Sicherheit feststellen läßt, daß sie nur in der halben Normalzahl vorhanden sind. —

Auch daß ich die charakteristischen Bilder der Parallelisierung der Chromatinfäden in den vorzüglichen Präparaten der beiden geehrten Autoren, Bilder die einem durch ihre Zierlichkeit und Eleganz geradezu einen ästhetischen Genuß verschaffen, »mit keinem Worte« erwähnt habe, trifft durchaus nicht zu. Diese Bilder haben mich vielmehr selbstverständlich im höchsten Maße gefesselt. Das geht schon aus meinen Angaben (s. oben) über die Täuschungen, die einem beim Verfolgen der »konjugierenden« Fädchen unterlaufen

[1]) Goldschmidt, Referat über die Arbeit A. u. K. E. Schreiners im Zool. Cbl. 1907. Vgl. auch Derselbe, Über das Verhalten des Chromatins bei der Eireifung und Befruchtung des *Dicrocoelium lanceat.* Stil. et Hass. Arch. f. Zellforschung. Bd. I. Heft 1.

können, hervor, und meine Bemerkungen über die anscheinende Zusammensetzung der Balken aus mehr als zwei Konjuganten zeigen, daß mir sogar die subtilsten Details der Bilder nicht entgangen sind, von denen A. u. K. E. Schreiner bisher noch gar nicht gesprochen hatten, die sie erst jetzt auf meine Angaben hin erwähnen (s. Anm. 1 S. 606). Ja, ich bin durch das intensive Studium dieser Kerne sogar dazu verführt worden, in meiner Abhandlung eine besondere Hypothese für die sich allmählich steigernde Parallelisierung aufzustellen. S. 66/7 derselben spreche ich nämlich die Vermutung aus, daß es vielleicht der richtende Einfluß der Centrosomen sei, der es bewirkt, daß die Parallelisierung der Fädchen immer an der Polseite des Kernes eintritt. Wenn die Fädchen sich aber einmal ganz nahe gekommen seien, könnten sie vielleicht durch Kapillar-, elektrische oder Adhäsionskräfte eine zunehmende Geradstreckung und Parallelisierung erfahren. Ich sagte: »an manchen Stellen der Präparate hat man den Eindruck, daß die beiden Fäden zueinandergezogen werden, wie zwei Schwefelhölzer im Wasser bei dem bekannten Experiment, dem Einbringen eines Stückchens Zucker ins Wasser«.

Die Erklärung des Vorganges der Parallelisierung der Fädchen ist aber natürlich eine sekundäre Frage, die Grundfrage bleibt die Feststellung der Beziehungen der dünnfädigen »Konjuganten« zu den (bei *Tomopteris* 18) telophasischen lockeren Chromatinbalken (z. B. der Fig. 10 bei A. u. K. E. Schreiner 1906), bzw. den zerknitterten Chromatinsträngen der jüngsten Spermatocyten, (deren Zahl bei *Tomopteris* wohl auch 18 beträgt). Nach den bisher veröffentlichten Bildern war eine direkte Identifizierung der dünnen schlanken »konjugierenden« Fädchen (z. B. in Fig. 19 A. u. K. E. Schreiner 1906) mit je einem zerknitterten Chromatinbalken (der Fig. 18, 17, 16), wie bemerkt, höchst unwahrscheinlich, denn es fehlten Stadien, wo etwa schon an den zerknitterten Chromatinsträngen selbst Parallelisierung zu sehen gewesen wäre. Ich stehe nicht an hervorzuheben, daß K. u. K. E. Schreiner in ihrer neuesten Veröffentlichung (Fig. 8 u. 9) jetzt Kerne abbilden, die vielleicht in dem von mir geforderten Sinn gedeutet werden dürfen. Gerade dieses Stadium scheint mir ein für die Deutung besonders kritisches, ausschlaggebendes zu sein. Hier ist vielleicht Aussicht vorhanden, die Beziehungen zwischen den Strängen und den »Konjuganten« mit einiger Sicherheit zu ergründen. Freilich ist die Zahlenfeststellung wegen der großen Länge und den Windungen der Chromatinstränge sehr schwierig. Andrerseits ist es nicht zu leugnen, daß bei manchen

Objekten, z. B. *Myxine*, (A. u. K. E. Schreiner 1906 II. Fig. 90) auf diesem Stadium der Kern auffällig viele Chromatinfadenstränge enthält, so daß man eher zur Annahme einer Verdoppelung gedrängt wird (vgl. oben).

Ich möchte es nicht unterlassen, auch an dieser Stelle noch einmal zu betonen, was ich auch in den »Ergebnissen« bereits erwähnt habe, daß ich das Vorkommen einer Chromosomenkonjugation zum Zweck der Zahlenreduktion, wie vor 14 Jahren (s. oben), auch heute noch durchaus nicht für unmöglich, sondern nur für »noch nicht bewiesen« halte, und daß mit dem Nachweis der Parallelkonjugation durchaus noch nicht etwa die väterliche und mütterliche Natur der »Konjuganten« erwiesen wäre. Letztere muß ja nach den in meiner Abhandlung über die Chromosomen[1]) (1906) und über das »Individualplasma« (1907)[2]) angestellten biologischen Betrachtungen als von vornherein außerordentlich unwahrscheinlich bezeichnet werden. Auch die Chromosomen-Individualitätshypothese erführe übrigens durch einen einwandfreien Nachweis der Chromosomenkonjugation keineswegs eine Stütze. Bei dieser Gelegenheit sei es mir gestattet zu erwähnen, daß auch die neuesten Veröffentlichungen über Chromosomenfragen (darunter Boveri[3]), Vejdowsky[4]) und Strasburger[5]) die Richtigkeit meiner in den »Ergebnissen« auf S. 118 ausgesprochenen Behauptung beweisen, daß die meisten Verteidiger der »Chromosomenindividualität« im Grunde eigentlich nur noch die Hypothese der »Permanenz achromatischer Karyotomen«, wie ich sie genannt habe, verteidigen. Auch Häcker[6]) sagt, daß mit der Manövrierhypothese »gezeigt worden ist, daß die Individualitätslehre in ihrer jetzigen Fassung unhaltbar ist.« —

Prag, April 1908.

---

[1]) R. Fick, Betrachtungen über die Chromosomen, ihre Individualität, Reduktion u. Vererbung. His-Waldeyers Arch. f. Anat. u. Entwgesch. 1905. Suppl.

[2]) —— Über die Vererbungssubstanz. Ebenda 1907.

[3]) Zellenstudien VI, Jena 1907.

[4]) Vejdowsky, Neue Untersuchungen über die Reifung und Befruchtung. Böhm. Ges. d. Wiss. Prag 1907.

[5]) Strasburger, E., Chromosomenzahlen, Plasmastrukturen, Vererbungsträger u. Reduktionsteilung. Jahrb. f. wiss. Botanik. Bd. 45. Heft 4. 1908.

[6]) Häcker, Val., Die Chromosomen als angenommene Vererbungsträger. Erg. u. Fortschr. d. Zool. 1. Bd. 1. Heft. Jena 1907. S. 23.

Es gibt keine parallele Konjugation der Chromosomen!

Antwort an Herrn und Frau Schreiner auf ihren Artikel »Gibt es eine parallele Konjugation der Chromosomen?«

Von

Friedr. Meves

(Kiel).

(Hierzu eine Textfigur.)

Um die Existenz der scharf bestrittenen »parallelen Konjugation« der Chromosomen zu verteidigen, haben Herr und Frau Schreiner an Fick, Goldschmidt und mich eine Erwiderung[1]) gerichtet, in deren Einleitung sie mich folgendermaßen einführen:

»Auch Meves ist „entschieden der Meinung", daß die Dualität der Polenden der in Bildung begriffenen dicken Chromatinbügel durch das erste Auftreten der Längsspaltung bedingt wird. Unsere Schilderung des Hervorgehens dieser Bügel durch parallele Vereinigung je zweier dünner Fäden beruht einfach auf „einer irrtümlichen Seriierung" der Bilder.«

Dieser letztere Satz ist geeignet, die falsche Vorstellung zu erwecken, als wenn ich Herrn und Frau Schreiner ganz allgemein falsche Seriierung vorgeworfen hätte. Aus meiner Bienenabhandlung[2]) geht aber klar hervor, daß ich diesen Vorwurf ausschließlich gegen die erste *Myxine*-Arbeit[3]) von Herrn und Frau Schreiner gerichtet

---

[1]) A. und K. E. Schreiner: Gibt es eine parallele Konjugation der Chromosomen? Erwiderung an die Herren Fick, Goldschmidt und Meves. Videnskabs-Selskabets Skrifter. I. Math.-Naturw. Klasse 1908. Nr. 4.

[2]) Fr. Meves: Die Spermatocytenteilungen bei der Honigbiene, nebst Bemerkungen über Chromatinreduktion. Arch. f. mikr. Anat. u. Entwicklungsgesch., Bd. 70, 1907.

[3]) A. und K. E. Schreiner: Über die Entwicklung der männlichen Geschlechtszellen von *Myxine glutinosa*. Arch. de Biologie, t. 21, 1905.

habe. Zur Zeit dieser ersten Arbeit sind Herr und Frau Schreiner in die Kenntnis der Kernstrukturen tatsächlich noch nicht so weit eingedrungen, daß es ihnen gelungen wäre, ihre Bilder richtig zu seriieren. Es ist bekannt, daß die Längsspaltung, wenn sie auch nach Flemming »in den Fäden präformiert« ist, auf den ersten Stadien der Teilung schwer oder überhaupt nicht zu erkennen ist, sondern erst später ganz deutlich wird. Herr und Frau Schreiner haben nun spätere Stadien mit deutlich längsgespaltenen bzw. längsgetrennten Chromosomen vor frühere, welche keine Längsspaltung zeigen, eingereiht. Einzig und allein auf diese Weise sind sie in ihrer ersten *Myxine*-Arbeit (l. c.) sowie in ihrer vorläufigen Mitteilung[1]) dazu gelangt, die von v. Winiwarter[2]) aufgestellte Hypothese einer parallelen Copulation zu »bestätigen« und mit Entschiedenheit, ohne die Vorsicht und Reserve, die v. Winiwarter noch für nötig gehalten hat, zu verfechten.

In einer weiteren Arbeit (1906), welche von der Reifung der männlichen Geschlechtszellen von *Tomopteris* handelt,[3]) haben Herr und Frau Schreiner gelernt, die aufeinanderfolgenden Entwicklungsstadien der Hodenzellen in richtiger Reihenfolge anzuordnen. Ihr Eintreten für parallele Konjugation beruht von nun an — was ihnen möglicherweise selbst noch nicht klar bewußt geworden ist — auf ganz anderen Bildern, denselben, auf welche sich Janssens[4]) in einer inzwischen erschienenen Arbeit stützt. Gegen die Janssenssche Arbeit und gegen diejenigen von Herrn und Frau Schreiner, welche nach der Janssenssschen erschienen sind, ist es mir aber niemals eingefallen, den Vorwurf falscher Seriierung zu erheben. Aus keinem Wort meiner Bienenabhandlung können Herr und Frau Schreiner die Berechtigung zu der »offenen Frage« ableiten, die sie auf S. 26 ihrer »Erwiderung« an mich richten.

Es ist richtig, daß Herr und Frau Schreiner später (1906) selbst erklärt haben, daß sie »in ihrer ersten *Myxine*-Arbeit die Verhältnisse nicht erschöpfend und zum Teil nach unvollkommen

---

[1]) A. und K. E. Schreiner: Die Reifungsteilungen bei den Wirbeltieren. Anat. Anz. Bd. 24. 1904.

[2]) H. v. Winiwarter: Recherches sur l'ovogénèse et l'organogénèse de l'ovaire des mammifères (lapin et homme). Arch. de Biologie, t. 17, 1900.

[3]) A. und K. E. Schreiner: Neue Studien über die Chromatinreifung der Geschlechtszellen. I. Die Reifung der männlichen Geschlechtszellen von *Tomopteris onisciformis* (Eschholtz). Arch. de Biologie, t. 22, 1906.

[4]) F. A. Janssens: Evolution des Auxocytes mâles du Batrachoseps attenuatus. La cellule, t. 22, 1905.

konservierten Präparaten« dargestellt hätten, und daß sie eine verbesserte Beschreibung geliefert haben.[1]) Es fehlt aber das Eingeständnis, vielleicht ja auch die Einsicht dafür, daß die Teilungsstadien in der ersten Arbeit falsch angeordnet waren. Deshalb habe ich mir erlaubt, meinerseits darauf hinzuweisen; es lag mir daran zu zeigen, welcher Art die Grundlagen sind, die Herr und Frau Schreiner für ihr erstes Eintreten zugunsten einer parallelen Copulation der Chromosomen gehabt haben.

Im Beginn ihrer an meine Adresse gerichteten Antikritik werfen Herr und Frau Schreiner die Frage auf, ob ich selbst mich »auch wirklich« mit den Chromatinveränderungen in den Spermatocyten von *Salamandra* »vertraut gemacht« habe. Sie liefern dann eine Besprechung meiner Arbeit aus dem Jahre 1896[2]), d. h. desjenigen Teils derselben, welcher von dem Verhalten des Chromatins im Beginn der ersten Reifungsteilung handelt, und zeigen, daß Janssens[3]) imstande gewesen ist, meine darauf bezügliche Schilderung in mehreren Punkten zu vervollständigen. Dieser Hinweis von Herrn und Frau Schreiner kommt etwas post festum. Denn ich habe die Angaben von Janssens bereits nachgeprüft und selbst die mir notwendig erscheinenden Ergänzungen in eine neue Beschreibung aufgenommen, welche ich von den Kernstrukturen der jungen Salamanderspermatocyten in meiner Bienenarbeit[4]) gegeben habe. Ich betone bei dieser Gelegenheit ausdrücklich, daß ich die Richtigkeit der Bilder, die Janssens liefert, niemals in Zweifel gezogen habe; ich bestreite nur, daß er sie in zutreffender Weise gedeutet hat.

An dieser Stelle kann ich ferner folgende Bemerkung nicht unterdrücken. Meine *Salamandra*-Arbeit aus dem Jahre 1896 bildet zusammen mit derjenigen meines Lehrers Flemming[5]) die Grundlage unserer Kenntnis von dem Verhalten des Chromatins im Amphibien-

[1]) A. und K. E. Schreiner: Neue Studien über die Chromatinreifung der Geschlechtszellen. II. Die Reifung der männlichen Geschlechtszellen von *Salamandra maculosa* (Laur.), *Spinax niger* (Bonap.) und *Myxine glutinosa* (L.). Arch. de Biologie, t. 22, 1906.

[2]) Fr. Meves: Über die Entwicklung der männlichen Geschlechtszellen von *Salamandra maculosa*. Arch. f. mikr. Anat. u. Entwicklungsgesch., Bd. 48. 1897.

[3]) F. A. Janssens: La spermatogénèse chez les Tritons. La cellule, t. 19, 1901; und l. c. 1905.

[4]) l. c. S. 459—460.

[5]) W. Flemming: Neue Beiträge zur Kenntnis der Zelle. I. Die Kernteilung bei den Spermatocyten von *Salamandra maculosa*. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 29, 1887.

hoden. Nichtsdestoweniger kann es keinem Leser meiner Abhandlung verborgen bleiben, daß das Chromatin damals nicht im Mittelpunkt meines Interesses gestanden hat. Vielmehr bin ich in erster Linie auf das Studium der Centriolen, der Centrotheca und der achromatischen Strukturen, welche bei der Mitose auftreten, bedacht gewesen. Wollte ich nun Herrn und Frau Schreiner von dem Gesichtspunkt aus kritisieren, wie weit sie die Kenntnis dieser Dinge gefördert haben, so müßte mein Urteil über ihre Arbeiten sehr viel ungünstiger lauten wie dasjenige, welches sie in ihrer »Erwiderung« über meine *Salamandra*-Arbeit fällen; ich müßte sagen, daß sie den Zelleib in ihren meisten Arbeiten gänzlich vernachlässigt haben.

Herr und Frau Schreiner hatten behauptet, daß die Auflockerung der Chromosomen nach Ablauf der letzten Spermatogonienteilung »bei *Salamandra* wie bei *Tomopteris*, nicht so weit als bis zur Bildung eines eigentlichen Kernnetzes geht, das demjenigen der ruhenden Spermatogonienkerne an die Seite gestellt werden kann«; vielmehr sollen die Chromosomen durch die Wachstumsperiode hindurch bis zum Beginn der ersten Reifungsteilung, »wenn auch nur schwer«, »erkennbar« bleiben. Diesen Behauptungen habe ich in meiner Bienenarbeit mit Entschiedenheit widersprochen. Herr und Frau Schreiner antworten darauf: »Wenn wir gemeint haben, auch bei *Salamandra*, ähnlich wie bei *Tomopteris*, die einzelnen Chromosomen von der letzten Spermatogonienteilung an bis zum Anfang der Konjugation verfolgen zu können, so stellt sich Meves einem solchen Gedanken »verständnislos gegenüber«, denn so etwas ist ihm an seinen Präparaten nicht gelungen«. In der Tat, Herr und Frau Schreiner haben Recht: Ihre gegenteilige Behauptung vermag mich »in meiner Sicherheit nicht im geringsten zu erschüttern«. Ich bin des zuversichtlichen Glaubens, daß meine alten Präparate vom Jahre 1896 einen Vergleich mit den neuen von Herrn und Frau Schreiner durchaus aushalten können. Nun finde ich aber, daß zwischen der letzten Spermatogonienteilung und dem Beginn der ersten Reifungsteilung eine Reihe von Stadien eingeschaltet sind, auf denen eine Unterscheidung von Chromosomen eine Unmöglichkeit ist. Glaubt jemand sie bei *Salamandra* auf den bezeichneten Stadien dennoch »erkennen« zu können, so kann ich dies nur auf eine beim Mikroskopieren unangebrachte Betätigung von Phantasie zurückführen. »Man sucht hier«, wie O. Hertwig[1]) 1890 geschrieben hat, »in den

[1]) O. Hertwig: Vergleich der Ei- und Samenbildung bei Nematoden. Eine Grundlage für celluläre Streitfragen. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 36, 1890, S. 107.

Kern etwas hineinzudemonstrieren, was kein unbefangener Beobachter in seiner Struktur erkennen wird.«

Zur Erklärung, wie Herr und Frau Schreiner zu der von ihnen vertretenen Auffassung gelangt sind, kann vielleicht der Umstand beitragen, daß sie sich noch in gänzlicher Verkennung einzelner Stadien der Übergangszeit zwischen Vermehrungs- und Reifungsperiode des Salamanderhodens befinden. Ein Stadium der Wachstumsperiode, mit rekonstituierter Centrotheca, welches von der Vermehrungsperiode durch einen langen Zwischenraum getrennt ist, bezeichnen sie als späte Telophase der letzten Spermatogonienteilung! Ich sehe darin einen Beweis, daß sie sich in die »oft sehr schwierigen Bilder« noch nicht genügend vertieft haben.

Da es nach dem Gesagten unmöglich ist, die Chromosomen von der letzten Spermatogonienteilung bis zum Beginn der ersten Reifungsteilung zu verfolgen, und da andererseits die Chromatinfäden, welche zu dem letztgenannten Zeitpunkt auftreten, noch keine Chromosomen sind, sondern erst dazu werden sollen, so ist man schon aus diesem Grunde nicht berechtigt, von einer parallelen Konjugation von »Chromosomen« zu reden. Höchstens könnte, wie auch Duesberg[1]) bemerkt hat, eine parallele Konjugation von Chromatinfäden in Frage kommen. Gegen die Möglichkeit einer solchen habe ich in meiner Bienenarbeit zunächst eingewandt, daß das Kerngerüst der jungen Spermatocyten viel zu dicht wäre, als daß zwei Fäden sich der Länge nach aneinanderlagern und sich vereinigen könnten; ich habe ferner auf die zahlreichen zwischen den Fäden vorhandenen Querverbindungen[2]) aufmerksam gemacht; »die Fäden«, habe ich gesagt, »besitzen auf diesem Stadium überhaupt gar nicht die Möglichkeit freier Bewegung«, wie sie etwa für die fertigen Chromosomen nach Auflösung der Kernmembran vorhanden ist.

Und was erwidern Herr und Frau Schreiner darauf? Einzig folgendes: »Wir müssen Meves zugeben, daß selbst Götter gegen dieses Argument vergebens kämpfen würden.«

Ich konstatiere also, daß Herr und Frau Schreiner gegenüber meinem Einwurf sich absolut nicht zu helfen wissen. Sie haben sich offenbar niemals die mechanischen Schwierigkeiten überlegt gehabt,

---

[1]) J. Duesberg: Les divisions des Spermatocytes chez le Rat. Dieses Archiv, Bd. 1, S. 439, 1908.

[2]) Diese Querverbindungen haben in den *Tomopteris* betreffenden Figuren der Schreinerschen »Erwiderung« eine höchst ungenügende Wiedergabe erfahren.

die einer parallelen Aneinanderlagerung vorgebildeter Chromatinfäden auf dem in Betracht kommenden Stadium entgegenstehen müssen.

Der zweite Einwand, den ich gegen die parallele Konjugation der Chromosomen erhoben habe, ist folgender: Die Befunde von v. Winiwarter, Janssens und A. und K. E. Schreiner sind nach meiner Meinung weiter nichts als eine Bestätigung dessen, was Flemming zuerst für die Teilung von Epithel- und Bindegewebszellen nachgewiesen hat: daß die Längsspaltung schon sehr früh auftritt bzw. (Flemming, schon 1887, l. c., S. 448) »in den Fäden praeformiert« ist.

Herr und Frau Schreiner erwidern darauf: Wir bitten den unbefangenen Leser, einen Blick auf die auf Taf. IV von Janssens (05) oder die in unseren Fig. 12—18 wiedergegebenen Bilder, wo die Vereinigung der sich zuweilen weit spreizenden Fädchen dargestellt ist, zu werfen, um den Wert dieser Behauptung von Meves zu prüfen. Erinnern diese Bilder auch nur im entferntesten an die von Meves in seinen Fig. *c—d* nach Flemming reproduzierten?

Wenn Meves eine Ähnlichkeit zwischen den betreffenden Bildern Flemmings und denen aus der Konjugationsperiode findet, so kann dies nur darauf beruhen, daß er sich mit den letzteren nur in sehr oberflächlicher Weise bekannt gemacht hat«.

Daß ich die Bilder aus dem Beginn der Reifungsperiode des Salamanderhodens mindestens ebenso genau wie Herr und Frau Schreiner kenne, dafür habe ich den Beweis erbracht. Ich möchte aber fragen, ob Herr und Frau Schreiner ihrerseits die einleitenden Phasen der Mitose bei somatischen Zellen kennen?

Die Vorstadien des Spirems der somatischen Mitose sind überhaupt noch nicht mit genügender Genauigkeit beschrieben worden, wie erst 1907 auf der Würzburger Anatomenversammlung in der Diskussion zu zwei von M. Heidenhain und v. Tellyesniczky gehaltenen, Chromosomenfragen betreffenden Vorträgen von beiden Vortragenden selbst bemerkt worden ist[1]).

Ich behaupte nun auf Grund eigener Beschäftigung mit dem Gegenstand, daß bei somatischen Zellen von *Salamandra* ganz ähnliche Bilder von Fadendoppelheit wie bei den Spermatocyten dieses Tieres vorkommen.

Einen Hinweis darauf fand ich schon 1907 in einer Arbeit Flemmings aus dem Jahre 1891. Flemming[2]) beschreibt und zeichnet hier

[1]) Die bezüglichen Bemerkungen haben leider in den Diskussionsbericht keine Aufnahme gefunden.

[2]) W. Flemming: Neue Beiträge zur Kenntnis der Zelle. II. Teil. Arch. f. mikr. Anat. u. Entwicklungsgesch., Bd. 37, 1891.

Beginnendes Spirem (mit einem Teil der Zellsubstanz) von einer Endothel- oder Bindegewebszelle des Peritoneums (Salamander). Nach Flemming.

Längsspaltung bei sehr engen Spiremen. »Manchmal«, sagt er, »kann ich die Längsspaltung auch schon in noch frühzeitigeren Formen des Knäuels, als die eben beschriebenen sind, erkennen; ich wollte solche hier wegen der Schwierigkeit der Wiedergabe nicht zeichnen, da die dargestellten für das, was ich hier zeigen will, schon völlig genügen. Es ist aber danach gar nicht unmöglich, daß schon in Formen, welche nahe auf Fig. 6[1]) folgen, die Längsspaltung beginnt«.

Der Ausdruck Längsspaltung ist, wie Flemming auseinandersetzt, nicht wörtlich zu nehmen; er soll sich lediglich auf eine Zweireihenanordnung der Chromatinsubstanz beziehen; beide Reihen von Chromatinkörnern werden bis zur Muttersternform durch ein achromatisches Lininsubstrat zusammengehalten.

Ich habe nun in meiner Bienenarbeit im Anschluß an Flemming behauptet, daß die Dualität der Fäden auch bei den Spermatocyten des Salamanders anfänglich nur eine anscheinende sei. Damit möchte ich aber durchaus nicht in Abrede genommen haben, daß die Schwesterfäden in den Spermatocyten anderer Tiere (ausnahmsweise vielleicht auch in denen des Salamanders) völlig von einander getrennt angelegt werden, so daß von vornherein wirkliche Fadenpaare vorhanden sind[2]). Jedoch vermag ich dieser Erscheinung eine besondere Bedeutung ebensowenig zuzuerkennen wie der damit in Zusammenhang stehenden, daß die Schwesterfäden sich stellenweise von einander entfernen, sich an den Enden mehr oder weniger weit spreizen oder sich um einander herumwickeln können. Als das wesentliche erscheint mir, daß die sich anlegenden Chromosomen von vornherein doppelt sind. Dieses ist sowohl bei der Mitose von Spermatocyten und Ovocyten als auch bei derjenigen von somatischen Zellen der Fall. Daraus geht aber hervor, daß die Bilder von Fadendoppelheit, welche bei den Geschlechtszellen auftreten, nicht die theoretische Bedeutung haben können, welche ihnen von verschiede-

[1]) Hier als Textfigur reproduziert.

[2]) Eine völlige Längstrennung der Schwesterfäden wird auch in den Spermatocyten erster Ordnung des Salamanders bereits sehr früh, noch im »Knäuelstadium«, vollzogen, wie Flemming schon 1887 beschrieben hat.

nen Seiten zugeschrieben worden ist; wenn gleiche oder ähnliche Bilder sich auch bei der Mitose von Epithel- und Bindegewebszellen finden, so können sie nicht für die bei den Geschlechtszellen eintretende Reduktion der Chromosomenzahl verantwortlich zu machen sein. —

Als erster hat übrigens Goldschmidt schon 1906 bei einer Besprechung der Schreinerschen *Tomopteris*-Arbeit im Zoologischen Centralblatt die Meinung geäußert, daß das, was als parallele Kopulation von Chromosomen beschrieben wird, ebensogut »der Ausdruck der Differenzierung von Anfang an längsgespaltener Doppelchromosomen« sein könne.

Nach Goldschmidt und mir ist auch Fick[1]) zu einem ähnlichen Resultat gekommen, und zwar auf Grund von Studien, die er an »einigen der besten« Schreiner'schen *Tomopteris*-Präparate angestellt hat. Er sagt in einem von der Verfehltheit moderner Chromosomentheorien handelnden Referat: »Der unbefangene Beobachter wird aus den Präparaten und Bildern, glaube ich, nur den Eindruck gewinnen können, daß sich aus dem chromatischen Netzgewirr an der Polseite des Kernes auf der Grundlage feinster paralleler oder miteinander verflochtener Chromatinfädchen gespaltene, sich allmählich verdickende Chromatinbalken anlegen.«

[1]) R. Fick: Vererbungsfragen, Reduktions- und Chromosomenhypothesen, Bastardregeln. Erg. d. Anat. u. Entwicklungsgesch. Bd. 16, 1906, Wiesbaden 1907.

Ist eine parallele Chromosomenkonjugation bewiesen?

Antwort an Herrn und Frau A. und K. E. Schreiner.

Von

R. Goldschmidt

(München).

In ihrem Aufsatz »Gibt es eine parallele Konjugation der Chromosomen? Erwiderung an die Herren Fick, Goldschmidt und Meves« richten Herr und Frau Schreiner an mich einige Fragen, die sich auf kurze Bemerkungen beziehen, die ich im Zool. Centralbl. über ihre *Tomopteris*-Arbeit machte. Schreiners sind überrascht und können kaum verstehen, wie ich aus ihren Bildern herauslesen könne, daß eine endweise Konjugation, also Reduktion nach dem Tetradentypus vorliege. Diese meine Interpretation stützte sich auf mir wohlbekannte Objekte, bei denen sich bei durchaus übereinstimmenden Bildern eine andre Deutung als notwendig erwies. Damals nannte ich die Objekte nicht, weil die betreffenden Arbeiten noch nicht veröffentlicht waren; es waren die Untersuchungen von Popoff[1]) an *Paludina* und von Wassilieff[2]) an *Blatta*, die ich im Auge hatte. Dem kann ich jetzt noch *Dicrocoelium lanceatum* nach eigenen Untersuchungen und zahlreiche Orthopteren nach demnächst zu veröffentlichenden Befunden eines meiner Schüler zufügen. Bei allen diesen Objekten sind die Bilder ähnliche wie bei *Tomopteris*, zum Teil sogar genau die gleichen (Orthopteren). Meine Deutung der Befunde, denen sich die betreffenden Autoren anschließen, wird nun durch folgendes bestimmt. In den Stadien des leptotänen Knäuels tritt an einzelnen Fäden eine Doppellagerung der Körnchen auf, die allmählich die ganzen Fäden ergreift und in Doppelfäden umwandelt. Bei den von mir bezeichneten Objekten läßt sich Schritt für Schritt

[1]) M. Popoff, Eibildung bei *Paludina vivipara* usw. Arch. mikr. Anat. V. 70. 1907.

[2]) W. Wassilieff: Die Spermatogenese von *Blatta germanica*. Ibidem.

verfolgen, daß dies ein Vorgang der Längsspaltung ist, der genau verläuft wie bei somatischen Zellen. Läge hier eine Konjugation vor, so müßten in diesem Moment Bilder auftreten, die SCHREINERS Fig. 22 bzw. 12—18 der neuen Arbeit entsprächen. Sie liegen aber erst viel später, beim Übergang ins Pachytaenstadium. Die entscheidenden Bilder bilden SCHREINERS aber in Fig. 16—18 ab, und diese zeigen dieselbe beginnende Längsspaltung wie sonst. Was die Figuren anbetrifft, auf die SCHREINERS so viel Wert legen, die das Auseinanderweichen der Fadenhälften zeigen, so liegen sie doch nach der Dicke und geringen Dichtigkeit des Fadenknäuels viel später, in einer Zeit, die lange nach der postulierten Konjugation liegen muß, in der bereits die Verkürzung der Fäden begann. (NB. Ich seriiere sonst natürlich die Stadien genau wie SCHREINERS.) Daß in diesem Stadium die Fadenhälften manchmal auseinanderweichen, beweist doch keine Konjugation. Später tun sie es ja auch, und es ist mir sogar wahrscheinlich, daß die Trennung nur eine Folge der bei der Konservierung entstehenden Diffusionsströme ist. Denn auch in den getrennten Fäden entsprechen sich merkwürdigerweise die Körnchen ganz genau. (S. auch die diesbezüglichen Bemerkungen POPOFFS.)

Für meine Auffassung ist nun weiter entscheidend, daß bei jenen von mir ins Auge gefaßten Objekten stets gegen Ende des Leptotaenstadiums oder auch im Pachytaenstadium in jedem Chromatinelement eine Unterbrechnng in der Mitte auftritt, die dem Querspalt der früheren Autoren entspricht. In SCHREINERS Figuren findet sich diese Unterbrechung nicht vor. Da aber die spätere Bügelbildung genau so verläuft wie bei den Objekten, die die Unterbrechung zeigen, so bezweifle ich nicht ihr, vielleicht ja nur kurzes, Vorhandensein. Denn die späteren Bilder der Doppelbügel und fast oder ganz geschlossenen Ringe zeigen eben diese Stelle (Fig. 41 ff.), die aber nach SCHREINERS der Verlötungsstelle der auseinanderklappenden konjugierten Chromosomen entspricht. Nun läßt sich aber bei andern Objekten — ob bei *Tomopteris* weiß ich nicht — an dieser Stelle noch die achromatische Brücke nachweisen und zeigen, daß der Längsspalt dieses Bügels nichts ist als der alte Längsspalt, den SCHREINERS für die Konjugationsebene halten. Die Chromatinbügel, Ringe usw. sind also echte Tetraden und aus SCHREINERS Figuren kann ich also immer noch nichts andres herauslesen als dies, besonders auch bei Vergleich der Größenverhältnisse der Chromosomen in den verschiedenen Stadien vom Bukett bis zur 1. Reifeteilung. Es sei schließlich noch bemerkt, daß die Bezeichnung conjugation

end to end in meinem Referat etwas irreführend war. Denn natürlich halte ich diese Tetradenbildung nicht für eine Konjugation homologer Chromosomen, sondern, wie ich kürzlich ausführte, auch nur für eine unterdrückte Fadensegmentierung.

Wenn ich also kürzlich schrieb, daß ich glaube, daß alle bisherigen Angaben über Längskonjugation auf falsch interpretierter frühzeitiger Längsspaltung beruhen, so muß ich das auch sämtlichen Angaben Schreiners gegenüber aufrechterhalten. Wenn ich aber trotzdem mich noch nicht entschließen kann, soweit zu gehen wie Meves, so hat das seinen Grund in den Untersuchungen der amerikanischen Kollegen an Hemipteren, die ich als die einzigen betrachten muß, deren Resultate vor der Hand noch nicht ohne weiteres anders gedeutet werden können. Zum Schlusse noch eines. Auch bei parthenogenetischen Eiern parthenogenetischer Generationen findet man genau die gleichen Bilder, die sonst als parallele Konjugation homologer Chromosomen gedeutet werden (s. die Arbeit von Kühn in diesem Heft). Wo bleibt da die Theorie?

Druck von Breitkopf & Härtel in Leipzig.

ARCHIV

FÜR

ZELLFORSCHUNG

HERAUSGEGEBEN

VON

DR. RICHARD GOLDSCHMIDT

PRIVATDOZENT AN DER UNIVERSITÄT MÜNCHEN

ERSTER BAND

ERSTES HEFT

MIT 7 TAFELN UND 155 TEXTFIGUREN UND TABELLEN

AUSGEGEBEN AM 11. FEBRUAR 1908

LEIPZIG

VERLAG VON WILHELM ENGELMANN

1908

Mitteilung an die Herren Mitarbeiter.

Sämtliche Beiträge für das Archiv für Zellforschung, deren Veröffentlichung in deutscher, französischer, englischer und italienischer Sprache erfolgen kann, bittet man an die Adresse des Herrn Privatdozent Dr. **R. Goldschmidt,** Zoologisches Institut, **München,** Alte Akademie zu senden.

Die Herren Mitarbeiter erhalten an *Honorar ℳ 40.—* für den Druckbogen. Überschreitet eine Arbeit den Umfang von 4 Bogen, so wird für den Mehrumfang ein Honorar nicht gewährt.

Den Herrn Mitarbeitern werden 40 Sonderdrucke von ihren Abhandlungen und Aufsätzen unberechnet geliefert. Weitere Exemplare stehen auf Wunsch gegen Erstattung der Herstellungskosten und unter der Voraussetzung, daß sie nicht für den Handel bestimmt sind, zur Verfügung.

Die *Manuskripte* sind *nur einseitig beschrieben* und ***druckfertig*** einzuliefern, so daß Zusätze oder größere sachliche Korrekturen nach erfolgtem Satz vermieden werden. Die *Zeichnungen* für Tafeln und Textabbildungen (diese mit genauer Angabe, wohin sie im Text gehören) werden auf *besondern* Blättern erbeten, auch wolle man beachten, daß für eine getreue und saubere Wiedergabe gute Vorlagen unerläßlich sind. Anweisungen für zweckmäßige Herstellung der Zeichnungen mit Proben der verschiedenen Reproduktionsverfahren stellt die Verlagsbuchhandlung den Herren Mitarbeitern auf Wunsch zur Verfügung. Bei photographisch aufgenommenen Abbildungen wird gebeten, die *Negative* bei Absendung des Manuskripts unmittelbar *an die Verlagsbuchhandlung* zu schicken.

Die Veröffentlichung der Arbeiten geschieht in der Reihenfolge, in der sie druckfertig in die Hände der Redaktion gelangen, falls nicht besondere Umstände ein späteres Erscheinen notwendig machen.

Die Korrekturbogen werden den Herren Verfassern von der Verlagsbuchhandlung regelmäßig zugeschickt, und es wird dringend um deren *sofortige Erledigung* und Rücksendung (ohne das Manuskript) an die Verlagsbuchhandlung gebeten. *Von etwaigen Änderungen des Aufenthalts oder vorübergehender Abwesenheit bittet man, die Redaktion oder die Verlagsbuchhandlung* ***sobald als möglich*** *in Kenntnis zu setzen. Bei säumiger Ausführung der Korrekturen hat der Verfasser es sich selbst zuzuschreiben, wenn seine Arbeit etwa für ein späteres Heft zurückgestellt werden muß.*

Redaktion und Verlagsbuchhandlung.

:: VERLAG VON WILHELM ENGELMANN IN LEIPZIG ::

Vor kurzem ist erschienen:

Lehrbuch

der

mikroskopischen Technik

von

Prof. Dr. Bernhard Rawitz

Mit 18 Figuren im Text

Geheftet ℳ 12.—, in Leinen gebunden ℳ 13 20

ARCHIV

FÜR

ZELLFORSCHUNG

HERAUSGEGEBEN

VON

DR. RICHARD GOLDSCHMIDT

PRIVATDOZENT AN DER UNIVERSITÄT MÜNCHEN

ERSTER BAND

ZWEITES UND DRITTES HEFT

MIT 8 TAFELN, 22 TEXTFIGUREN, 12 KURVEN
UND ZAHLREICHEN TABELLEN

AUSGEGEBEN AM 26. MAI 1908

LEIPZIG

VERLAG VON WILHELM ENGELMANN

1908

Mitteilung an die Herren Mitarbeiter.

Sämtliche Beiträge für das Archiv für Zellforschung, deren Veröffentlichung in deutscher, französischer, englischer und italienischer Sprache erfolgen kann, bittet man an die Adresse des Herrn Privatdozent Dr. **R. Goldschmidt,** Zoologisches Institut, **München,** Alte Akademie zu senden.

Die Herren Mitarbeiter erhalten an *Honorar* ℳ *40.—* für den Druckbogen. Überschreitet eine Arbeit den Umfang von 4 Bogen, so wird für den Mehrumfang ein Honorar nicht gewährt.

Den Herrn Mitarbeitern werden 40 Sonderdrucke von ihren Abhandlungen und Aufsätzen unberechnet geliefert. Weitere Exemplare stehen auf Wunsch gegen Erstattung der Herstellungskosten und unter der Voraussetzung, daß sie nicht für den Handel bestimmt sind, zur Verfügung.

Die *Manuskripte* sind *nur einseitig beschrieben* und ***druckfertig*** einzuliefern, so daß Zusätze oder größere sachliche Korrekturen nach erfolgtem Satz vermieden werden. Die *Zeichnungen* für Tafeln und Textabbildungen (diese mit genauer Angabe, wohin sie im Text gehören) werden auf *besondern* Blättern erbeten, auch wolle man beachten, daß für eine getreue und saubere Wiedergabe gute Vorlagen unerläßlich sind. Anweisungen für zweckmäßige Herstellung der Zeichnungen mit Proben der verschiedenen Reproduktionsverfahren stellt die Verlagsbuchhandlung den Herren Mitarbeitern auf Wunsch zur Verfügung. Bei photographisch aufgenommenen Abbildungen wird gebeten, die *Negative* bei Absendung des Manuskripts unmittelbar *an die Verlagsbuchhandlung* zu schicken.

Die Veröffentlichung der Arbeiten geschieht in der Reihenfolge, in der sie druckfertig in die Hände der Redaktion gelangen, falls nicht besondere Umstände ein späteres Erscheinen notwendig machen.

Die Korrekturbogen werden den Herren Verfassern von der Verlagsbuchhandlung regelmäßig zugeschickt, und es wird dringend um deren *sofortige Erledigung* und Rücksendung (ohne das Manuskript) an die Verlagsbuchhandlung gebeten. *Von etwaigen Änderungen des Aufenthalts oder vorübergehender Abwesenheit bittet man, die Redaktion oder die Verlagsbuchhandlung* ***sobald als möglich*** *in Kenntnis zu setzen. Bei säumiger Ausführung der Korrekturen hat der Verfasser es sich selbst zuzuschreiben, wenn seine Arbeit etwa für ein späteres Heft zurückgestellt werden muß.*

Redaktion und Verlagsbuchhandlung.

:: VERLAG VON WILHELM ENGELMANN IN LEIPZIG ::

Soeben ist erschienen:

Selectionsprinzip
und Probleme der Artbildung
Ein Handbuch des Darwinismus

von **Dr. Ludwig Plate**

Professor der Zoologie an der Landw. Hochschule und an der Universität Berlin

Dritte, sehr vermehrte Auflage

Mit 60 Figuren im Text. gr. 8. Geh. ℳ 12.—; in Leinen geb. ℳ 13.—

ARCHIV

FÜR

ZELLFORSCHUNG

HERAUSGEGEBEN

VON

DR. RICHARD GOLDSCHMIDT

PRIVATDOZENT AN DER UNIVERSITÄT MÜNCHEN

ERSTER BAND

VIERTES HEFT

MIT 6 TAFELN UND 7 TEXTFIGUREN

AUSGEGEBEN AM 21. JULI 1908

LEIPZIG

VERLAG VON WILHELM ENGELMANN

1908

Mitteilung an die Herren Mitarbeiter.

Sämtliche Beiträge für das Archiv für Zellforschung, deren Veröffentlichung in deutscher, französischer, englischer und italienischer Sprache erfolgen kann, bittet man an die Adresse des Herrn Privatdozent Dr. **R. Goldschmidt,** Zoologisches Institut, **München,** Alte Akademie zu senden.

Die Herren Mitarbeiter erhalten an *Honorar ℳ 40.—* für den Druckbogen. Überschreitet eine Arbeit den Umfang von 4 Bogen, so wird für den Mehrumfang ein Honorar nicht gewährt.

Den Herrn Mitarbeitern werden 40 Sonderdrucke von ihren Abhandlungen und Aufsätzen unberechnet geliefert. Weitere Exemplare stehen auf Wunsch gegen Erstattung der Herstellungskosten und unter der Voraussetzung, daß sie nicht für den Handel bestimmt sind, zur Verfügung.

Die *Manuskripte* sind *nur einseitig beschrieben* und ***druckfertig*** einzuliefern, **d. h. so, daß das Lesen der Korrektur in der Ausmerzung von Satzfehlern besteht, nicht in einer stilistischen oder sachlichen Umarbeitung.** Jedes Einschieben von Worten und ähnliche Änderungen sind mit entsprechenden Kosten verknüpft und sie müssen, wenn dadurch die normalen Korrekturkosten wesentlich erhöht werden, den betr. Herren Autoren zur Last gelegt werden.

Die *Zeichnungen* für Tafeln und Textabbildungen (diese mit genauer Angabe, wohin sie im Text gehören) werden auf *besondern* Blättern erbeten, auch wolle man beachten, daß für eine getreue und saubere Wiedergabe gute Vorlagen unerläßlich sind. Anweisungen für zweckmäßige Herstellung der Zeichnungen mit Proben der verschiedenen Reproduktionsverfahren stellt die Verlagsbuchhandlung den Herren Mitarbeitern auf Wunsch zur Verfügung. Bei photographisch aufgenommenen Abbildungen wird gebeten, die *Negative* bei Absendung des Manuskripts unmittelbar *an die Verlagsbuchhandlung* zu schicken.

Die Veröffentlichung der Arbeiten geschieht in der Reihenfolge, in der sie druckfertig in die Hände der Redaktion gelangen, falls nicht besondere Umstände ein späteres Erscheinen notwendig machen.

Die Korrekturbogen werden den Herren Verfassern von der Verlagsbuchhandlung regelmäßig zugeschickt, und es wird dringend um deren *sofortige Erledigung* und Rücksendung (ohne das Manuskript) an die Verlagsbuchhandlung gebeten. *Von etwaigen Änderungen des Aufenthalts oder vorübergehender Abwesenheit bittet man, die Redaktion oder die Verlagsbuchhandlung* ***sobald als möglich*** *in Kenntnis zu setzen. Bei säumiger Ausführung der Korrekturen hat der Verfasser es sich selbst zuzuschreiben, wenn seine Arbeit etwa für ein späteres Heft zurückgestellt werden muß.*

Redaktion und Verlagsbuchhandlung.

:: VERLAG VON WILHELM ENGELMANN IN LEIPZIG ::

Die geologischen Grundlagen der Abstammungslehre

von

Gustav Steinmann

Mit 172 Figuren im Text

Gr. 8. Geh. ℳ 7.—; in Leinen geb. ℳ 8.—.

Inhalt des vierten Heftes.

Seite

M. G. Sykes, Note on the number of the Somatic chromosomes in Funkia. (With plate XVI.) 525

Honoré Lams, Les Divisions des Spermatocytes chez la Fourmi, (Camponotus herculeanus L.). (Avec planche XVII.) 528

Alfred Kühn, Die Entwicklung der Keimzellen in den parthenogenetischen Generationen der Cladoceren Daphnia pulex De Geer und Polyphemus pediculus De Geer. (Mit Taf. XVIII—XXI u. 6 Fig. im Text.) 538

Vladislav Růžička, Zur Kenntnis der Natur und Bedeutung des Plastins 587

R. Fick, Zur Konjugation der Chromosomen 604

Friedr. Meves, Es gibt keine parallele Konjugation der Chromosomen! (Mit 1 Fig. im Text.) 612

R. Goldschmidt, Ist eine parallele Chromosomenkonjugation bewiesen? . . 620

:: VERLAG VON WILHELM ENGELMANN IN LEIPZIG :

Selectionsprinzip
und Probleme der Artbildung
Ein Handbuch des Darwinismus

von **Dr. Ludwig Plate**

Professor der Zoologie an der Landw. Hochschule und an der Universität Berlin

Dritte, sehr vermehrte Auflage

Mit 60 Figuren im Text. gr. 8. Geh. ℳ 12.—; in Leinen geb. ℳ 13.—

Vorträge und Aufsätze

über

Entwickelungsmechanik der Organismen

herausgegeben von

Wilhelm Roux

Heft 1: **Die Entwickelungsmechanik, ein neuer Zweig der biologischen Wissenschaft.** Eine Ergänzung zu den Lehrbüchern der Entwickelungsgeschichte und Physiologie der Tiere. Nach einem Vortrag, gehalten in der ersten allgemeinen Sitzung der Versammlung deutscher Naturforscher und Ärzte zu Breslau am 19. September 1904 von Wilhelm Roux. Mit 2 Tafeln und 1 Textfigur. gr. 8. ℳ 5.—

Heft 2: **Über den chemischen Charakter des Befruchtungsvorgangs** und seine Bedeutung für die Theorie der Lebenserscheinungen von Jacques Loeb. gr. 8. ℳ —.80

Heft 3: **Anwendung elementarer Mathematik auf biologische Probleme.** Nach Vorlesungen, gehalten an der Wiener Universität im Sommersemester 1907 von Hans Przibram. Mit 6 Figuren im Text. gr. 8. ℳ 2.40

Heft 4: **Über umkehrbare Entwickelungsprozesse und ihre Bedeutung für eine Theorie der Vererbung** von Dr. Eugen Schultz, Privatdozent der Universität St. Petersburg. ℳ 1.40

Verlag von WILHELM ENGELMANN in LEIPZIG

Vor kurzem ist erschienen:

Rivista di Scienza

Organo internazionale di sintesi scientifica
Revue internationale de synthèse scientifique
International Review of Scientific Synthesis

Internationale Zeitschrift für wissenschaftliche Synthese

Schriftleitung: **G. Bruni — A. Dionisi — F. Enriques**
A. Giardina — E. Rignano

Band I, Heft 4.

V. Volterra, Il momento scientifico presente e la nuova società Italiana per il progresso delle Scienze. — **Ch. Fabry,** La théorie électro-magnétique de l'univers. — **P. Walden,** Über das Wesen des Lösungsvorganges und die Rolle des Mediums. — **G. Fano,** Chimica e Fisiologia. — **J. Wiesner,** Der Lichtbedarf der Pflanze. — **U. Giuffrida-Ruggeri,** Il Pithecantropus erectus e l'origine della specie umana. — **E. Rignano,** Qu'est-ce que la conscience? — **A. Landry,** L'école économique Autrichienne: II. Ses théories-Conclusion. — **B. Kidd,** The two capital Laws of sociology: 1st part. — **E. Westermack,** The Origin of religious celibacy. — **T. Bonnesen,** La réforme de l'enseignement des mathématiques élémentaires. — Rassegna di Fisica di **T. Levi-Civita.**

Dieses neue Organ, an dem hervorragende italienische und ausländische Forscher mitarbeiten, stellt sich die Aufgabe, allgemeine, die einzelnen Wissenschaften und ihre gegenseitigen Beziehungen betreffende Fragen zu besprechen. Sie wird daher Aufsätze und Mitteilungen aus den Gebieten der **Mathematik, Physik, Chemie, Biologie, Psychologie, Soziologie, Volkswirtschaft** bringen.

Alle Arbeiten werden unter möglichster Vermeidung von Fachausdrücken verfaßt sein, so daß sie allen Gebildeten ohne Unterschied verständlich sein werden.

Die Rivista wird **viermal jährlich** in Heften zu je 150—200 Seiten erscheinen, somit jedes Jahr einen 600—800 Seiten umfassenden Band bilden. **Der Jahresbezugspreis im Weltpostverein beträgt 25 Frank = Mk. 20.—.**

Die neue Zeitschrift erscheint in einer **Internationalen Ausgabe,** worin jeder Artikel in seiner Originalsprache, nämlich italienisch, französisch, deutsch oder englisch abgedruckt wird. Den Vertrieb dieser Ausgabe für **Deutschland, Österreich-Ungarn, Holland, Dänemark, deutsche Schweiz, Schweden** und **Norwegen** übernahm die Verlagsbuchhandlung von **Wilhelm Engelmann** in **Leipzig.**

Diesem Heft ist ein Prospekt von **Wilhelm Engelmann** in **Leipzig** über **Semon, Die Mneme, 2. Aufl.** beigelegt.

Druck von Breitkopf & Härtel in Leipzig

Inhalt des zweiten und dritten Heftes.

Seite

Methodi Popoff, Experimentelle Zellstudien. (Mit 18 Textfig., 12 Kurven u. zahlreichen Tabellen.) 245

M. G. Sykes, Nuclear Division in Funkia. (With plates VIII—IX and 1 figure in the text.) 381

J. Duesberg, Les divisions des Spermatocytes chez le Rat. (Avec planche X et 1 figure.) 399

Kristine Bonnevie, Chromosomenstudien. (Mit Taf. XI—XV u. 2 Fig. im Text.) 450

Bücherbesprechung 515

:: VERLAG VON WILHELM ENGELMANN IN LEIPZIG ::

REGENERATION

von

Thomas Hunt Morgan

Mit Genehmigung des Verfassers aus dem Englischen übersetzt und in Gemeinschaft mit ihm vollständig neu bearbeitet von

Max Moszkowski

Deutsche Ausgabe, zugleich zweite Auflage des Originals

Mit 77 Figuren im Text

gr. 8. Geh. ℳ 12.—; in Leinen geb. ℳ 13.20

». . . Die Autoren haben in ihrem verdienstvollen Buche, dem wir weite Verbreitung wünschen, eine große Fülle von Stoff dargeboten, gesichtet und bewältigt, wenn auch natürlich nicht alle von ihnen mit weitsichtigem Blick herangezogenen Materialien erschöpfend behandelt sind. Wir müssen ihnen für ihr Werk dankbar sein; das von ihnen Geleistete wird vielfachen Nutzen bringen.« (*W. Roux im Archiv f. Entwicklungsmechanik, Bd. XXIII.*)

Eugenio Rignano

Über die Vererbung erworbener Eigenschaften

Hypothese einer Zentroepigenese

Teilweise Neubearbeitung und Erweiterung der französischen Ausgabe

Mit 2 Figuren im Text. gr. 8. Geheftet ℳ 5.—

Verlag von WILHELM ENGELMANN in LEIPZIG

Soeben ist erschienen:

Rivista di Scienza

Organo internazionale di sintesi scientifica
Revue internationale de synthèse scientifique
International Review of Scientific Synthesis

Internationale Zeitschrift für wissenschaftliche Synthese

Schriftleitung: **G. Bruni — A. Dionisi — F. Enriques**
A. Giardina — E. Rignano

Heft 4.

V. Volterra, Il momento scientifico presente e la nuova società Italiana per il progresso delle Scienze. — **Ch. Fabry,** La théorie électro-magnétique de l'univers. — **P. Walden,** Über das Wesen des Lösungsvorganges und die Rolle des Mediums. — **G. Fano,** Chimica e Fisiologia. — **J. Wiesner,** Der Lichtbedarf der Pflanze. — **U. Giuffrida-Ruggeri,** Il Pithecantropus erectus e l'origine della specie umana. — **E. Rignano,** Qu'est-ce que la conscience? — **A. Landry,** L'école économique Autrichienne: II. Ses théories-Conclusion. — **B. Kidd,** The two capital Laws of sociology: 1st part. — **E. Westermack,** The Origin of religious celibacy. — **T. Bonnesen,** La réforme de l'enseignement des mathématiques élémentaires. — Rassegna di Fisica di **T. Levi-Civita.**

Dieses neue Organ, an dem hervorragende italienische und ausländische Forscher mitarbeiten, stellt sich die Aufgabe, allgemeine, die einzelnen Wissenschaften und ihre gegenseitigen Beziehungen betreffende Fragen zu besprechen. Sie wird daher Aufsätze und Mitteilungen aus den Gebieten der **Mathematik, Physik, Chemie, Biologie, Psychologie, Soziologie, Volkswirtschaft** bringen.

Alle Arbeiten werden unter möglichster Vermeidung von Fachausdrücken verfaßt sein, so daß sie allen Gebildeten ohne Unterschied verständlich sein werden.

Die Rivista wird **viermal jährlich** in Heften zu je 150—200 Seiten erscheinen, somit jedes Jahr einen 600—800 Seiten umfassenden Band bilden. **Der Jahresbezugspreis im Weltpostverein beträgt 25 Frank = Mk. 20.—.**

Die neue Zeitschrift erscheint in einer **Internationalen Ausgabe,** worin jeder Artikel in seiner Originalsprache, nämlich italienisch, französisch, deutsch oder englisch abgedruckt wird. Den Vertrieb dieser Ausgabe für **Deutschland, Österreich-Ungarn, Holland, Dänemark, deutsche Schweiz, Schweden** und **Norwegen** übernahm die Verlagsbuchhandlung von **Wilhelm Engelmann** in **Leipzig.**

Druck von Breitkopf & Härtel in Leipzig.

Inhalt des ersten Heftes.

Seite

Richard Hertwig, Über neue Probleme der Zellenlehre. (Mit 9 Fig. und Tabellen im Text.) 1

G. Tischler, Zellstudien an sterilen Bastardpflanzen. (Mit 120 Fig. im Text.) 33

A. und K. E. Schreiner, Zur Spermienbildung der Myxinoiden. (Über die Entwicklung der männlichen Geschlechtszellen von *Myxine glutinosa* L. III.) (Mit Taf. I—VI u. 26 Fig. im Text.) 152

Richard Goldschmidt, Über das Verhalten des Chromatins bei der Eireifung und Befruchtung des Dicrocoelium lanceatum Stil. et Hass. (Distomum lanceolatum). (Mit Taf. VII.) 232

:: VERLAG VON WILHELM ENGELMANN IN LEIPZIG ::

Karl Braeunig, Mechanismus und Vitalismus in der Biologie des neunzehnten Jahrhunderts. Ein geschichtlicher Versuch. 7 Bogen. gr. 8. Geheftet ℳ 2.40.

Rudolf Höber, Physikalische Chemie der Zelle und der Gewebe. Zweite, neubearbeitete Auflage. Mit 38 Abbildungen im Text. 8. Gebunden ℳ 14.—.

Thomas Hunt Morgan, Regeneration. Mit Genehmigung des Verfassers aus dem Englischen übersetzt und in Gemeinschaft mit ihm vollständig neu bearbeitet von **Max Moszkowski.** Deutsche Ausgabe, zugleich zweite Auflage des Originals. Mit 77 Figuren im Text. gr. 8. Geheftet ℳ 12.—; in Leinen gebunden ℳ 13.20.

Carl Rabl, Über „Organbildende Substanzen" und ihre Bedeutung für die Vererbung. Nach seiner am 21. Juni 1906 in der Aula der Universität Leipzig gehaltenen Antrittsvorlesung. gr. 8. ℳ 1.20.

Alfred Schaper, Über die Zelle. Nachgelassene Schrift. Nach dem Tode des Verfassers herausgegeben von **Wilhelm Roux.** Mit 3 Textfiguren. gr. 8. ℳ —.60.

Friedr. Strecker, Das Kausalitätsprinzip der Biologie. VIII und 153 Seiten. gr. 8. Geheftet ℳ 3.—.

:: VERLAG VON WILHELM ENGELMANN IN LEIPZIG ::

Schriften von Wilhelm Roux

Der Kampf der Theile im Organismus

Ein Beitrag zur
Vervollständigung der mechanischen Zweckmäßigkeitslehre

gr. 8. ℳ 4.—.

Über die Bedeutung der Kerntheilungsfiguren

Eine hypothetische Erörterung

gr. 8. ℳ —.60.

Gesammelte Abhandlungen

über

Entwicklungsmechanik der Organismen

Zwei Bände. gr. 8. Geheftet ℳ 48.—; in Halbfranz gebunden ℳ 53.—.

Erster Band: Abhandlung I–XII, vorwiegend über funktionelle Anpassung. Mit 3 Tafeln und 26 Textfiguren.

Zweiter Band: Abhandlung XIII—XXXIII, über Entwicklungsmechanik des Embryo. Mit 7 Tafeln und 7 Textfiguren.

Vorträge und Aufsätze

über

Entwicklungsmechanik der Organismen

herausgegeben von

Wilhelm Roux

Heft II:

Über den chemischen Charakter

des

Befruchtungsvorganges

und seine Bedeutung für die

Theorie der Lebenserscheinungen

von

Jacques Loeb

2 Bogen gr. 8. ℳ —.80

Druck von Breitkopf & Härtel in Leipzig.

(43)Ee

THE BOUND TO PLEASE
Heckman Bindery INC.
JAN. 65
N. MANCHESTER,

AMNH LIBRARY
100229671